VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

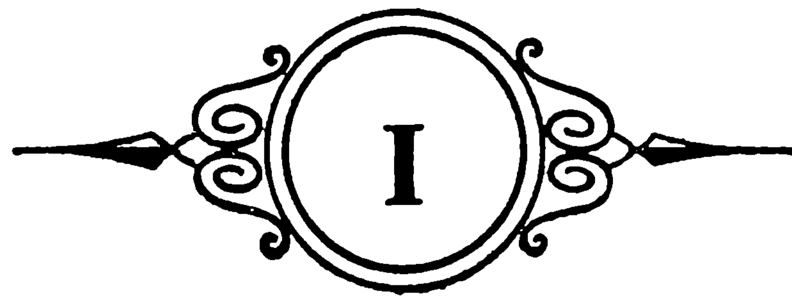
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПРОБЛЕМА ВИДА В БОТАНИКЕ

I

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
THE V.L.KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

THE SPECIES PROBLEM in BOTANY



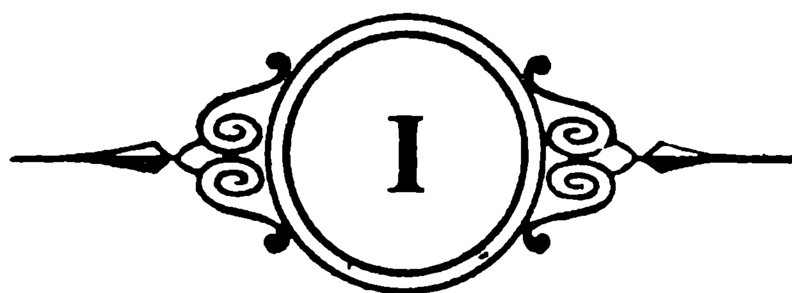
EDITED BY
P.A.BARANOV, V.P.SAVICZ,
B.K.SCHISCHKIN,
M.E.KIRPICZNIKOV



PUBLISHING HOUSE OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
MOSCOW LENINGRAD
1958

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В.Л.КОМАРОВА

ПРОБЛЕМА ВИДА В БОТАНИКЕ



РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:
П.А.БАРАНОВ (ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР),
В.П.САВИЧ, Б.К.ШИШКИН,
М.Э.КИРПИЧНИКОВ (СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ)



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ЛЕНИНГРАД
1958



Эта книга посвящается Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова Академии наук СССР 100-летнему юбилею выхода в свет гениального творения Чарлза Дарвина «Происхождение видов».

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1940 г. вышел в свет труд акад. В. Л. Комарова «Учение о виде у растений». В этой книге были подведены итоги многолетних изысканий самого автора, а также руководимого им коллектива в области изучения вида у растений. За 18 лет, прошедших после опубликования «Учения о виде у растений», ботаника далеко шагнула вперед, а интерес к проблеме вида чрезвычайно вырос. Накопилось много нового материала, множество свежих фактов, требующих осмысливания и теоретического освещения. К тому же в книге В. Л. Комарова очень мало внимания уделено низшим растениям, хотя общее число их видов едва ли не превышает количество видов высших растений, да и значение их в экономике природы чрезвычайно велико.

Настоящий первый сборник «Проблема вида в ботанике» представляет собой изложение взглядов ряда сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР на некоторые общие и частные стороны многогранной проблемы вида. В коллективе Института работает много лиц, которые на протяжении всей своей более или менее долголетней научной деятельности фактически ежедневно «работают с видом», постоянно сталкиваясь в поле, в гербарии, на экспериментальном участке с этой вечно волнующей проблемой. Задачей настоящего сборника и является довести до сведения широкого круга читателей опыт и достижения прежде всего ботаников-систематиков. Наш выдающийся ботаник М. Г. Попов, несколько утрируя, считал, что вообще рассуждать о виде могут только систематики. Это может быть верным только в том случае, если систематики будут владеть всеми данными географии и экологии, генетики и цитологии и других ботанических дисциплин. Но несомненно, что именно систематики должны считать своим первейшим долгом разработку теории вида.

В данном сборнике, кроме работ систематиков, помещено две статьи, указывающие на значение смежных систематике дисциплин для разрешения проблемы вида и видообразования.

Статьи сборника неодинаковы по стилю изложения, не проводится в них и единая, «обязательная» точка зрения по всем вопросам. Более того, некоторые авторы на основе анализа своего специфического материала приходят порой к до некоторой степени взаимно противоречащим выводам. Однако все авторы сборника стоят на дарвиновских позициях, на признании реальности существования вида как конкретного явления природы.

Редакция, естественно, не претендует на то, что публикуемый материал является «последним словом» в науке. Не мало положений, высказанных в помещенных статьях, подлежит дальнейшему обсуждению, в частности, например, мысли, изложенные во второй половине статьи С. В. Юзепчука. Тем важнее, тем актуальнее редакция считает публикацию сбор-

ника; он несомненно явится полезным вкладом в дискуссию о проблеме вида и видообразования, начавшуюся в 1952 г. на страницах «Ботанического журнала». Освещение того, как трактуется понимание вида специалистами по той или иной группе растений, послужит почвой для дальнейшей, более глубокой дискуссии по общим вопросам формо- и видообразования.

Предполагается, что второй сборник «Проблема вида в ботанике» будет состоять преимущественно из статей, посвященных значению анатомии, цитологии, физиологии, биохимии и других дисциплин для разрешения вопросов видо- и формообразования.

Чл.-корр. АН СССР *П. А. Баранов.*

В. И. ПОЛЯНСКИЙ

ПОНЯТИЕ О ВИДЕ В АЛЬГОЛОГИИ

I

Исходным в нашем понимании вида является признание его объективным фактом природы, реальностью, существующей независимо от того, описан ли данный вид или же он остается пока неизвестным для нас. Это не значит, что виды всегда резко разграничены. Многочисленные примеры наличия переходов между некоторыми видами, хорошо знакомые каждому систематику, свидетельствуют о противном и указывают на то, что границы между видами относительны. Важно, однако, что в основе понятия «вид» лежит несомненная реальность — группа особей, являющаяся определенным этапом эволюционного процесса. Каждая такая группа представляет собой взаимосвязанное целое даже в том случае, когда вид поливалентен, т. е. объединяет ряд подчиненных ему единиц. Но целостность эта, безусловно, иного рода, нежели целостность организма, и жизнь вида как целого не может быть без остатка сведена на жизнь составляющих его неделимых.

Вид как закономерное явление природы, очевидно, представляет собой продукт эволюции, имеющий свою историю: он некогда возник, изменялся и, будучи биологически полезной формой существования организмов, стал основным «способом осуществления жизни» (Комаров, 1940, стр. 10). Главнейшие черты вида как вполне реальной, занимающей определенное место в «экономике» природы совокупности особей при этом сохранились, но внутривидовые отношения менялись и на этой основе возникали новые особенности вида как целого. Отражением этого факта является известная неоднозначность современных видов в разных группах растительного и животного мира.

Нельзя, однако, согласиться с теми авторами, которые, указывая на эту неоднозначность, выступают противниками общего определения вида (например, Turesson, 1931) и полагают, что термин «вид» было бы вообще правильнее заменить несколькими разными терминами (Huxley, 1945). С нашей точки зрения, прав К. М. Завадский (1954), когда он указывает на неосновательность пессимизма в вопросе об общем определении вида и настаивает на необходимости такого определения, хотя задача эта очень трудна. Вместе с тем вполне оправдано стремление некоторых авторов дифференцировать явление вида и установить разные типы видов (ср. Du Rietz, 1930). В советской литературе последнего времени этот вопрос был затронут А. Л. Тахтаджяном (1955), различающим две формы существования вида — клональную [1] и популяционную, причем в про-

[1] О соотношении этого термина с другими, аналогичными, встречающимися в литературе, см. у В. И. Полянского (1956а, стр. 29).

цессе эволюции первая переходит во вторую. Клональные виды состоят из клонов, популяционные — из локальных популяций, представляющих собой отдельные, потенциально скрещивающиеся единицы. Впрочем, последний термин едва ли удачен, так как не следует связывать понятие «популяция» с представлением о возможности скрещивания (хотя бы и потенциального) составляющих ее особей. Клональный вид также существует в форме популяций, хотя скрещивание здесь и невозможно. Для обозначения того, что Тахтаджян называет популяционными видами, может быть лучше воспользоваться термином Дю Рие (Du Rietz, 1930, p. 262—263) — «сексуальные виды».

В проблеме вида мы можем, с известной точки зрения, выделить две тесно связанные друг с другом стороны — общую и частную (Полянский, 1946, 1948а). Общая сторона проблемы вида выражается в общебиологическом значении этой категории, являющейся отражением той формы, в которую обычно выливается процесс эволюции; частная ее сторона — в специфических особенностях этой категории в разных группах органического мира. Несомненно, что достаточно широкий охват проблемы вида с исторической точки зрения немыслим без анализа особенностей ее в отдельных случаях. Однако полноценное выявление последних также требует обязательного учета общебиологического аспекта проблемы.

Настоящая статья посвящена рассмотрению частной стороны проблемы вида — выяснению некоторых особенностей вида у водорослей. Задача эта является все же достаточно широкой. Водоросли, по современным воззрениям, представляют собой не однородную группу, а ряд самостоятельных типов низших растений, многие из которых имеют свой независимый филогенез. Поэтому и вид в разных группах водорослей обладает своими специфическими чертами. Среди водорослей мы встречаем прежде всего как клональные, так и сексуальные виды. Первые в своем наиболее типичном выражении присущи агамным водорослям, совершенно (и, очевидно, первично) лишенным полового процесса. Многие водоросли являются апогамными, т. е. более или менее утратившими способность к половому воспроизведению.

Клональные виды наблюдаются у многих водорослей. Достаточно напомнить тип синезеленых (Cyanophyta), характеризующийся полным отсутствием полового размножения; тип эвгленовых (Euglenophyta), в котором оно с достоверностью не известно; типы золотистых (Chrysophyta), желтозеленых, или разножгутиковых (Xanthophyta, или Heterocontae), и пирофитовых (Pyrrophyta), где половой процесс обнаружен лишь в единичных случаях. Среди зеленых водорослей (Chlorophyta) также существуют группы (например, протококковые), в которых половое размножение наблюдается у сравнительно немногих форм. Вместе с тем известны водоросли, характеризующиеся весьма сложным и своеобразным половым процессом (Rhodophyta) и обладающие ясно выраженной сменой форм развития («чередование поколений»), достигающей здесь значительно большего разнообразия, чем у высших растений (Phaeophyta, Rhodophyta, Chlorophyta).[1]

Виды в разных группах водорослей различаются между собой и в других отношениях. Так, как будет показано ниже, амплитуда морфологической изменчивости и в связи с этим отчетливость межвидового гиатуса в разных случаях далеко не одинаковы. Для различных групп водорослей несколько по-разному решается вопрос о географическом

[1] Сводку современных данных по этому вопросу см. у Дру (Drew, 1955).

критерии вида и т. д. Поэтому в одной статье трудно сколько-нибудь полно охарактеризовать особенности вида у водорослей в целом. Ниже мы остановимся преимущественно на виде у низших водорослей. Последний термин является несколько неопределенным в систематическом отношении, но мы сознательно пользуемся им, так как полагаем, что наши соображения в той или иной мере приложимы к разным группам водорослей, объединяемым простотой строения, хотя, безусловно, каждая из них обладает в этом отношении и своей спецификой, требующей специального изучения.

Прежде всего необходимо выяснить один общий вопрос: насколько понятие «вид» приложимо к организмам, не способным к половому размножению, т. е., иначе говоря, являются ли клональные виды истинными видами или же таковые здесь вообще отсутствуют? То или иное решение этого вопроса связано с разным пониманием сущности вида, выражающимся в различных даваемых ему характеристиках. Рассмотрение последних и обсуждение общебиологического аспекта проблемы не входят в задачу настоящей статьи. Напомним только, что ни одно из предложенных доселе определений вида не исчерпывает этого явления во всей его сложности и многообразии. Как правильно указывает В. Л. Комаров (1934, стр. 5), «с появлением и укреплением эволюционного учения и постепенного вскрытия диалектичности соответствующих процессов природы стало чрезвычайно трудным заковать в неподвижную формулу вечно изменчивую сущность вида». Неудивительно поэтому, что современные определения вида, по справедливому замечанию А. Н. Бартенева (1926), нередко превращаются в его описания.

Для характеристики вида приходится поэтому прибегать к «видовым критериям», совокупность которых и дает возможность более полно представить его основные черты. Все эти критерии, однако, относительны, что вытекает из самого существа дела, ибо всякое определение всегда статично и лишь фиксирует в определенный момент динамику эволюционного процесса. Кюэно (Cuénot, 1936) сводит их к следующим критериям (объединяемым им в «три пары критериев»): морфология и физиология, экология и распространение, внутренняя плодовитость и наружная стерильность (т. е. плодовитость при внутривидовых скрещиваниях и стерильность при скрещивании с другими видами). Т. Д. Лысенко (1952, 1956), как известно, выдвинул еще один существенный видовой критерий, который может быть назван биологическим: качественное различие во взаимоотношениях между особями, принадлежащими к одному или к разным видам. Последнее действительно имеет место, но не в том смысле, как это представляет себе Лысенко (см. по этому поводу: Сукачев, 1953а, 1953б, 1956). Та преимущественно негативная характеристика, которую он дает внутривидовым связям (не подходящим, по его мнению, ни под понятие «борьба», ни под понятие «взаимопомощь»), отнюдь не вскрывает существа дела и не соответствует действительному положению вещей. И, безусловно, глубоко неправильно далеко идущее аналогизирование взаимоотношений индивидуумов внутри вида и органов в организме, на чем особенно настаивает Лысенко в последнее время (1955, 1956). Нельзя, наконец, не согласиться с теми авторами (например, Толмачев, 1953), которые справедливо указывают на практическую неприменимость выдвигаемого Лысенко критерия в работе систематика.

Более развернутую характеристику вида дает К. М. Завадский (1954). Вид, по его мнению, характеризуется рядом взаимосвязанных

сторон. Таковыми являются организация (морфологический и биохимический критерий), численность («вид — всегда множество особей»), воспроизводство, дискретность, пространство («вид — географическая определенность»), ниша жизни, историчность, устойчивость, многообразие («вид включает в себя многообразие форм»), целостность.

Отрицание истинного характера клональных видов несомненно исходит из недооценки многогранности явления вида и абсолютизации только одной его стороны — «внутренней плодовитости и наружной стерильности», что якобы может служить «объективным» критерием вида. Как известно, на эту особенность вида еще в XVIII в. обратил внимание Бюффон, и она впоследствии неоднократно подчеркивалась многими исследователями, хотя уже Дарвин доказал всю ее относительность. В последнее время этому критерию вида без достаточных к тому оснований снова придал большое значение Т. Д. Лысенко (1952, 1956). Недопустимость его абсолютизации хорошо показана Б. М. Козо-Полянским (1953), справедливо отметившим, что при таком толковании вида придется целые роды и даже семейства считать за одиночные виды.

Интересно, что и многие генетики, исходя из совершенно других оснований, усматривают во «внутренней плодовитости и наружной стерильности» основной признак вида. Так, например, Добжанский (Dobzhansky, 1941, p. 373) определяет вид как стадию эволюционного процесса, «в которой впервые упорядочивается действительное или возможное скрещивание форм, оказавшихся поделенными на два или более раздельных строя, которые физиологически не в состоянии скрещиваться друг с другом». Это определение вида вызвало справедливую критику со стороны ряда авторов (Winge, 1938; Чернов, 1941; Huxley, 1945; Майр, 1947; Синская, 1948, и др.). Как остроумно замечает Гексли (Huxley, 1945, p. 162), следовать Добжанскому — это значит «втискивать природу в человеческое определение, вместо того, чтобы приспособлять наше определение к фактам природы».

Придача в характеристике вида столь большого значения физиологическому критерию исходит из признания его руководящей роли в двух отношениях: как фактора межвидовой прерывистости и как фактора целостности вида.

Для Добжанского репродуктивная (физиологическая) изоляция («наружная стерильность») важна потому, что якобы именно она обусловливает наличие гиатусов и является единственно возможным объяснением сохранения различий между видами с перекрывающими друг друга ареалами. Но, как будет показано ниже, физиологическая изоляция — далеко не единственная причина подобной прерывистости, наблюдаемой во многих случаях достаточно отчетливо и у асексуально размножающихся форм. Сам автор вынужден признать этот факт. Правда, он делает при этом оговорку, что эта прерывистость — другого рода, так как здесь налицо «разрывы» между биотипами (иногда называемыми также «элементарными видами»), не объединенными в целостные группы, соответствующие видам перекрестно оплодотворяющихся форм. Мы увидим дальше, что это не всегда так, и у низших водорослей известны многочисленные случаи, когда подобные целостные группы, объединяющие несколько биотипов, несомненно имеются. Если, однако, физиологическая изоляция не есть обязательное условие для возникновения дискретности в цепи органических форм, то какие у нас основания для того, чтобы придавать ей ведущее значение в качестве фактора видообразования и критерия видовой специфичности? Очевидно, что такая гипербо-

лизация одной стороны явления вида не имеет под собой достаточной почвы и должна быть отвергнута.

Коренной порок понимания вида Добжанским и некоторыми другими генетиками (например, Nilsson, 1930)— в стремлении нацело свести его характеристику на возможность гибридизационных процессов, что вообще типично для многих современных «генетических концепций вида» (Полянский, 1936а). Как справедливо указывает Е. Н. Синская (1948), генетическое определение вида отрывает его от среды и не учитывает роли отбора в процессе видообразования. Нельзя не согласиться с К. М. Завадским (1954), когда он возражает против попыток фетишизировать половой процесс, что как раз и является основной ошибкой понимания вида рядом представителей современной генетики.

Что касается «внутренней плодовитости» как фактора целостности вида, то оригинальную позицию в этом вопросе занимает С. С. Хохлов (1946). По мнению этого автора, утеря полового процесса, характерная для устанавливаемого им типа «бесполосеменных растений» (Agameospermae), приводит к возрастанию полиморфизма. Это связано с тем, что скрещивание нивелирует индивидуальные отклонения, поддерживает однообразие особей в пределах вида и тем самым тормозит дивергенцию. Поэтому исчезновение скрещивания имеет своим следствием все большее развитие дивергенции между рядами поколений. В результате единство вида теряется, вид «растворяется» в массе подчиненных ему единиц (подвидов, разновидностей, форм).[1] Это означает, что понятие «вид» здесь уже неприменимо. Поэтому по отношению к «бесполосеменным растениям» С. С. Хохлов (1946, стр. 72) считает возможным говорить об «эре вневидовой формы эволюции», а само видообразование определяет как «форму эволюции, обусловленную половым процессом».

Указывая на скрещивание как на обстоятельство, нивелирующее индивидуальные различия, Хохлов ссылается на Дарвина. Действительно, Дарвин неоднократно высказывал эту мысль, что ставит ему в большую заслугу К. А. Тимирязев (1939б, стр. 274). Поясняя взгляды Дарвина, Тимирязев говорит о скрещивании и отборе как об антагонистических началах, а образование новых форм характеризует как процесс, идущий по равнодействующей этих двух противоположных влияний (Тимирязев, 1939б, стр. 282). Но отсюда не следует, что роль скрещивания в эволюции, по мнению Дарвина, этим только и ограничивается. Приступая к изложению этого вопроса в работе «Изменения домашних животных и культурных растений», Дарвин пишет (цит. по изд. 1951 г., стр. 504): «В настоящей главе я рассматриваю роль скрещивания, приводящую к двум противоположным результатам: во-первых, к сглаживанию признаков, и, следовательно, к предотвращению образования новых рас, и, во-вторых, к изменению старых рас или образованию новых, промежуточных рас путем сочетания признаков». Напомним также положительное (благоприятствующее отбору) значение скрещивания как причины появления более жизнеспособного потомства [«закон Дарвина» или «дарвинизм в тесном смысле слова», по К. А. Тимирязеву (1939а, стр. 176)] — факт, подтвержденный и обоснованный многочисленными дальнейшими исследованиями. Таким образом, вопрос о соотношении между скрещиванием и естественным отбором является, по Дарвину, достаточно сложным и отнюдь не сводится к поддержанию внутривидового однообразия, что совершенно не учтено Хохловым. Наконец нужно иметь в виду, что

[1] Ср. также ниже (стр. 24) о взглядах И. И. Шмальгаузена (1946).

нивелирующая роль скрещиваний, как ее рисовал себе Дарвин, до известной степени связана со старинным, ныне оставленным представлением о «поглощающем» действии скрещивания на вновь появляющиеся изменения (Тимирязев, 1939б, стр. 232-236), на устарелость которого справедливо указывает и Б. М. Козо-Полянский (1948).

Вместе с тем значение гибридизации как фактора появления новых форм в настоящее время подтверждено большим числом экспериментальных исследований (ср. Розанова, 1930, 1946), причем гибридизация может считаться одной из существенных причин внутривидового полиморфизма. Мало того, скрещивание, если оно выходит за границы вида, приводит к тому, что разграничение видов становится невозможным, как на это указывал ряд авторов (Комаров, 1940, и др.). Обращая внимание на эту сторону дела, мы отнюдь не хотим сказать, что скрещивание не может наряду с этим играть и роль фактора, нивелирующего индивидуальные различия. Нам важно только подчеркнуть, что в свете всех этих данных категорическое общее утверждение Хохлова о скрещивании как факторе, только «сдерживающем» внутривидовой полиморфизм, ни в коем случае не может быть признано правильным. Но вместе с этим теряет силу и его окончательный вывод об отсутствии видов и видообразования у асексуально размножающихся форм.

Аргументация сторонников этого последнего взгляда в сущности сводится к следующему: если «внутренняя плодовитость» обусловливает целостность вида, а «наружная стерильность» есть причина разграниченности видовых форм, то, очевидно, виды могли появиться только тогда, когда возник половой процесс. На разграниченности видов у водорослей мы еще остановимся ниже. Что же касается целостности клональных видов, то вполне законен вопрос: что обеспечивает эту целостность, что поддерживает их единство, если скрещивание между особями, составляющими вид, невозможно? Общий ответ на него давно уже дал Дарвин. Виды возникают в процессе естественного отбора, и он же поддерживает их целостность, поскольку видовые формы адаптированы к условиям среды. Не исключена возможность того, что на фоне этой общей закономерности между особями в пределах вида существуют определенные взаимодействия физиологического порядка (влияние продуктов метаболизма). К сожалению, вопрос этот у водорослей почти не изучен, хотя и представляет выдающийся интерес, в частности в связи с проблемой целостности клональных видов. Но и указанная выше причина исторического порядка дает, как нам кажется, достаточный общий ответ на поставленный вопрос.

Несомненно, что появление полового процесса имело колоссальное значение в эволюции органического мира. Оно обусловило возникновение организмов с обогащенной наследственной основой. Стала возможной смена форм развития в онтогенетическом цикле («чередование поколений»), давшая совершенно новые эволюционные перспективы (Топачевский, 1953, 1954). Внутривидовые связи между особями стали качественно иными и значительно усложнились. Ясно, что отсутствие способности к скрещиванию у многих современных организмов не может не отразиться на ходе их эволюционного процесса, но своеобразие его в этих случаях еще далеко не изучено. Во всяком случае едва ли можно согласиться с Патриком (Patrick, 1948), считающим, что невозможность скрещивания должна снизить темпы видообразования. Патрик ссылается при этом на род *Nitzschia*, у которого сексуальное воспроизведение (встречающееся у диатомовых сравнительно редко) найдено у нескольких

видов и который, по сравнению с другими диатомовыми того же геологического возраста, наиболее богат видами. Но этому примеру можно противопоставить синезеленые водоросли, нацело лишенные полового процесса и тем не менее содержащие ряд крупных родов, объединяющих множество видов (например, *Oscillatoria* — свыше 100 видов). Дело, очевидно, не столько в снижении темпа видообразования, сколько в несколько ином его характере, выражающемся в образовании клональных видов.

Мы приходим, таким образом, к заключению, что отсутствие полового воспроизведения у многих низших водорослей не является достаточным основанием для того, чтобы отрицать применимость к ним понятия «вид». С нашей точки зрения, безусловно правы А. А. Еленкин и М. М. Голлербах (1930), полагающие, что таксономические единицы агамных систем, несмотря на все свое своеобразие, принципиально не отличаются от систем высших, имеющих половой процесс организмов. Вид как «единица жизни» (Комаров, 1940, стр. 9), очевидно, возник ранее полового процесса, но появление последнего внесло в него ряд новых черт.

II

Подходя к понятию «вид» у водорослей с учетом многих его взаимосвязанных сторон, на которые указывает К. М. Завадский (1954), мы можем сразу же отметить, что ряд этих сторон, несомненно, налицо и здесь. Виды водорослей характеризуются определенной численностью, они суть категории исторические и обладают устойчивостью. Однако некоторые особенности вида у этих организмов заслуживают более подробного рассмотрения.

Как и у всех автотрофных растений, критерий вида здесь, в отличие от гетеротрофов, прежде всего морфологический (Купревич, 1949; Полянский, 1954). Поэтому мы ниже прежде всего остановимся на амплитуде морфологической изменчивости у некоторых водорослей и в связи с этим на вопросе о межвидовом гиатусе («дискретность», по Завадскому). Далее, специального рассмотрения заслуживает вопрос о применимости к водорослям географического и экологического критериев вида («пространство» и «ниша жизни», по Завадскому). Наконец отдельно следует коснуться проблемы поливалентности вида у этих организмов («множественность», по Завадскому).

Амплитуда морфологической изменчивости водорослей в разных случаях различна, и наряду с формами весьма пластичными мы находим здесь также формы, отличающиеся примечательной стабильностью. Это иногда имеет место даже у близких видов (Chodat, 1909, p. 165). Однако факт весьма значительной морфологической изменчивости у представителей разных групп неоднократно отмечался многими исследователями, констатировавшими ее как в результате наблюдений в природе, так и в результате изучения материала в культурах. Это обстоятельство нашло свое отражение не только в специальной альгологической литературе, но и в общих сводках и монографиях по проблеме вида (Robson, 1928, p. 30—36).

По отношению к синезеленым водорослям этот вопрос был кратко освещен в нашей сводной статье (Полянский, 1936б). С тех пор накопился уже и новый фактический материал (Jaag, 1953; Demeter, 1956). Что касается других групп водорослей, то из довольно многочисленных работ, специально рассматривающих эту проблему, мы можем сослаться, например,

на исследования О. В. Троицкой (1933) и С. Н. Ягужинского (1935, 1936, 1937а) по протококковым, Мевуса (Moewus, 1933), Жерлова (Gerloff, 1940), Чурды (Gzurda, 1935) и Лунда (Lund, 1947) по хламидомонадам, Майнкса (Mainx, 1928) и В. И. Полянского (Полянский, 1948б) по эвгленидам, Дюселье (Ducellier, 1915), Ондрачека (Ondraček, 1937) и Лефевра (Lefévre, 1939) по десмидиевым и др. Значительная морфологическая изменчивость некоторых десмидиевых находит свое специфическое выражение в образовании «смешанных форм», подробно изученных Дюселье (Ducellier, 1915) и характеризующихся тем, что обе полуклетки различаются по своему типу (Полянский, 1956а).

В связи с вопросом о морфологической изменчивости водорослей особый интерес представляют исследования Е. Е. Успенского (1934) над возникновением новых форм в роде *Spirogyra*.

Одним из важных видовых признаков спирогир является ширина вегетативных клеток. Эта морфологическая особенность, как показал Успенский, коррелятивно связана с некоторыми физиологическими свойствами. Так, толстые нити нуждаются в большем количестве азота и более выносливы к железу, чем тонкие, и наоборот. Оказывается, что в культурах при изменении условий питания (в частности, содержания азота) ширина клеток, а также и некоторые другие важные признаки (число хроматофоров) в ряде случаев внезапно менялись (что иногда наблюдалось даже в пределах одной нити — на известной ее части), в результате чего возникали формы, отличные от материнской и морфологически и физиологически подобные другим существующим в природе видам или непохожие на них. Особенно существенным является то, что эти изменения носили приспособительный характер. Успенский полагает, что то же происходит и в естественной обстановке, например при оводнении и высыхании водоемов. Как он справедливо подчеркивает, описанные изменения нельзя рассматривать как возникновение новых приспособлений под непосредственным воздействием среды, а только как целесообразное проявление форм, в течение длительного предшествующего периода «налаженных» естественным отбором. Все они входят в исторически сложившуюся «адаптивную норму» вида (Шмальгаузен, 1940), которая в данном случае оказывается достаточно широкой. Таким образом, мы встречаемся здесь с присущей некоторым низшим организмам (в отличие от высших) способностью коренным образом перестраиваться в неблагоприятных условиях и благодаря этому переносить эти условия.

Совершенно очевидно, насколько большое значение для разрешения проблемы вида у низших водорослей имеет изучение изменчивости систематически важных признаков (Полянский, 1942). Необходимо только подчеркнуть, что отдельные изменения (особенно если они наблюдаются в культуре, т. е. в условиях, иногда сильно отличающихся от природных) имеют далеко не одинаковое значение для характеристики морфологических особенностей вида. Тем не менее все они представляют определенный интерес для систематики, так как способствуют выявлению нормы реакции организма на воздействия внешней среды.

Изменчивость видов у некоторых водорослей, на которую мы указывали выше, в генетическом отношении может быть различной. В большинстве случаев это легко обратимые изменения типа модификаций. Однако в других случаях они могут носить и более глубокий характер. В частности, Успенский полагает, что в основе изученных им скачкообразных изменений у видов спирогир лежит увеличение или уменьшение массы ядра (полиплоидия и уменьшение числа хромосом), хотя цитологических

исследований он сам не производил. Но какова бы ни была генетическая природа этих изменений, они, с точки зрения систематика, представляют интерес не только в связи с вопросом о константности морфологических признаков вида, но и в связи с проблемой межвидового гиатуса.

Дело в том, что отсутствие отчетливого гиатуса встречается среди водорослей, по-видимому, чаще, чем среди высших растений, что и понятно, учитывая значительный размах изменчивости, присущий некоторым видам этих организмов. Причины этого явления могут быть различны. Иногда оно, по всей вероятности, обусловлено тем, что Еленкин назвал «ложными переходами», т. е. нестойкими, легко обратимыми изменениями (модификациями) разных, сильно изменчивых видов, направленными, так сказать, «навстречу друг другу» и «вторично» заполняющими разрыв между ними. Именно так, по Еленкину (1931), обстоит, например, дело у двух ностоков, в типе хорошо различающихся между собой и относимых им даже к разным родам — *Nematonostoc flagelliforme* (Berk. et Curt.) Elenk. и *Stratonostoc commune* (Vauch.) Elenk. Однако в других случаях отсутствие гиатуса может объясняться сохранением на данном этапе эволюции промежуточных, мало изменчивых, константно различающихся форм. Подобные формы, связывающие постепенными переходами различные видовые типы, неоднократно описывались в литературе для разных групп низших водорослей (Полянский, 1936б). Как бы там ни было, а случаи неясной разграниченности видов, чем бы они не вызывались, отмечались альгологами не раз.

Из работ последнего времени, затрагивающих эту проблему применительно к диатомовым, можно сослаться на статью Берга, образно сравнивающего подобные «скопления» форм, без отчетливого разрыва между ними, со звездными туманностями, «организация которых из более тонких элементов ускользает от взгляда исследователя» (Berg, 1944, S. 318).

В связи с этим не лишним будет напомнить, что гиатус, при всем его большом практическом значении в качестве видового критерия, не должен все же переоцениваться, что было бы большой принципиальной ошибкой. «Вымирание, — писал Дарвин (изд. 1939 г., стр. 621), — только очертило группы, но никак не создало их. . .». Прав С. Я. Парамонов (1940, стр. 256), когда он указывает, что «гиатус является отражением эволюционного процесса, а не его основой». Поэтому имеющее место у некоторых водорослей, по-видимому более частое, чем у высших организмов, отсутствие гиатуса (хотя в других многочисленных случаях он налицо) не может быть использовано в качестве аргумента для доказательства того, что мы не наблюдаем здесь «настоящих» видов. То же, очевидно, приходится сказать и в отношении широкой амплитуды морфологической изменчивости. Значительный размах ее у ряда водорослей ничего не меняет по существу. Наблюдения в природе и исследования в культурах согласно свидетельствуют о наличии у них определенной, относительно константной наследственной основы, и та или иная степень изменчивости может служить только для характеристики явления вида во всем его своеобразии, а не для его отрицания.

Мы не останавливаемся здесь специально на вопросе о цикле развития водорослей, отличающемся в ряде случаев значительной сложностью и слагающемся из морфологически различных стадий. Вопрос этот имеет большой самостоятельный интерес, но ясно, что факт наличия подобных циклов сам по себе также не дает оснований к тому, чтобы сомневаться в существовании видов, поскольку эти циклы не выводят организм за определенные морфологические рамки. Нельзя, однако, не согласиться

с Л. И. Курсановым (1945), подчеркивающим важное значение в установлении видов у низших растений онтогенетического метода, что связано с наличием у многих из них своеобразных жизненных циклов.

Большого внимания заслуживает вопрос о применимости к водорослям географического и экологического критериев вида. Представление об особом ареале как объективном признаке вида лежит в основе современной систематики высших растений. Но в разных группах водорослей этот вопрос решается несколько различно. Многие (особенно морские) водоросли в отношении закономерностей своего географического распределения подобны высшим растениям и часто характеризуются ограниченным ареалом. В то же время широко распространено мнение о космополитизме многих или даже большинства водорослей континентальных водоемов.[1] Едва ли, однако, можно сомневаться в том, что эта точка зрения в большой степени объясняется недостаточно глубоким знанием объекта и процент космополитов здесь в действительности меньше, чем это нередко полагают, хотя и превышает таковой у высших растений. Как справедливо подчеркивает Гренблад в своей работе о десмидиевых Бразилии (Grönblad, 1945), представление о космополитизме этих организмов часто проистекает от «нежелания» описывать новые виды и формы, вследствие чего появляется стремление «подгонять» их под существующие диагнозы, не считаясь с мелкими морфологическими различиями, что, разумеется, приносит только вред. Весьма возможно, наконец, что при значительном морфологическом сходстве, не дающем права говорить о разных видах, в пределах широко распространенных форм имеется ряд различных физиологических рас, приуроченных к разным частям ареала, — вопрос, изученный в альгологии еще слабо.

В настоящее время можно считать установленным, что у пресноводных водорослей наряду с видами, характеризующимися крайне широким распространением, существует немало видов, приуроченных к разным географическим районам. Явление эндемизма встречается здесь не так уж редко (Полянский, 1956а).

В отношении диатомовых Патрик (Patrick, 1948, p. 514) указывает, что, судя по литературным данным, количество эндемиков в этом типе колеблется в пределах 10—30%. Следует заметить, что эти цифры, вероятно, учитывая еще слабую изученность флоры водорослей, несколько завышены (Жузе, Прошкина-Лавренко, Шешукова, 1949, стр. 79).

В противоположность прежним представлениям, в настоящее время можно уже утверждать, что закономерности географического распределения достаточно отчетливо выступают у многих десмидиевых (West, 1916; Printz, 1927; Donat, 1927, 1927—1931; Krieger, 1932; Воронихин, 1950, и др.). Это подтверждается и вышеупомянутыми исследованиями Гренблада (Grönblad, 1945), установившего, что среди бразильских Desmidiales число космополитов ничтожно по сравнению с чисто тропическими формами. Но тот же автор указывает, что, по данным Каммерер (Kammerer, 1938), определявшей в этих бразильских пробах представителей Volvocales и Protococcales, среди последних, за немногими исключениями, встречались космополиты; на большой процент их в этих группах обращает внимание и Принц (Printz, 1927). Напротив, среди диатомовых, согласно Гесснеру и Кольбе (Gessner u. Kolbe, 1934), космополитов оказалось мало. А. П. Жузе (1939) также отмечает, что распро-

---

[1] См по этому поводу у Н. Н. Воронихина (1950, стр. 193—194).

странение диатомовых в общем показывает определенную зависимость от географических причин, хотя среди них есть и космополиты.

Что касается синезеленых водорослей, то вопрос этот подробно рассмотрен А. А. Еленкиным (1936), справедливо критикующим необоснованную, при современном уровне наших знаний, точку зрения Гейтлера (Geitler, 1932) о космополитизме большинства Cyanophyta и убедительно показывающим плодотворность в ряде случаев применения географического метода к выявлению видов у этих организмов. Особенно важными представляются соображения Еленкина о наличии здесь так называемых «полувикарирующих» видов (редких в Западной Европе, но господствующих у нас) и его указание на то, что при формальной возможности отождествления многих наших видов с западноевропейскими первые все же сплошь и рядом показывают более или менее крупные отличия от вторых; на выявление этих отличий и должно быть обращено все внимание альгологов.

Весьма интересную трактовку проблемы географического распространения водорослей континентальных водоемов и большой фактический материал по этому вопросу дает Н. Н. Воронихин (1946а, 1950, 1951). Он полагает, что один и тот же вид в разных географических районах различается по входящим в его состав элементарным расам (называемым им «вариантами» или «биоизотопами»),[1] изучение которых составляет очередную задачу флористической альгологии. При этом особенно важное значение должно иметь сравнительное исследование местных флор районов, различающихся климатически, а также параллельные исследования в одноименных биотопах разных областей. К этим воззрениям Воронихина нам придется еще, с несколько иной точки зрения, вернуться ниже.

Ряд примеров того, насколько различно, применительно к разным группам водорослей, решается вопрос о закономерностях их географического распространения, приведен в одной из наших последних работ (Полянский, 1956а). Немало их можно найти в специальной альгологической литературе. Все эти данные указывают, что большее, по сравнению с высшими растениями, распространение у пресноводных водорослей явления космополитизма представляет собой, по-видимому, факт, и нас естественно должны интересовать его причины. Патрик (Patrick, 1948) в качестве одной из них указывает отсутствие у многих низших водорослей полового воспроизведения. По его мнению, в этих условиях вид имеет тенденцию оставаться постоянным (ср. выше, стр. 12) и в связи с этим получает более широкое географическое распространение. Автор полагает, что в силу этого среди организмов, размножающихся только или преимущественно асексуально, число видов с обширными ареалами больше, чем среди организмов, размножающихся строго сексуально. Последний вывод, однако, насколько мы можем судить, не подтверждается фактами из области альгологии, и установить зависимость между формой размножения (полового и бесполого) и протяженностью ареала не удается.

Важность географического критерия в характеристике вида обусловливается тем, что, говоря словами В. Л. Комарова (1940, стр. 151), «вид во времени может быть иллюстрирован достаточно полно лишь в сопоставлении с видом в пространстве. . .». Ареал как признак вида отвечает

[1] Н. Н. Воронихин (1946а) отмечает, что сходную мысль высказывал и Н. И. Вавилов (1931). Заметим, что Майр (1947, стр. 73) также считает, что у большинства видов животных и, возможно, растений каждая местная популяция генетически более или менее отлична от других.

дарвинскому представлению о единстве происхождения вида. Однако это ни в какой мере не означает, что критерий этот может быть абсолютизирован. Бóльшая или меньшая протяженность ареала вида есть лишь показатель того, насколько в данное время позволили ему распространиться из места его возникновения те биотические и абиотические факторы, с которыми он встретился на своем пути. Ограниченный ареал, очевидно, свидетельствует о том, что за его пределами вид не смог найти подходящих для себя условий, или, быть может, о том, что при наличии этих условий он еще не успел использовать их для своего существования, или, наконец, о том, что вид был вытеснен там своими конкурентами. Обширный ареал указывает на противное. С этой точки зрения, «космополитизм» некоторых водорослей говорит лишь о присущей им способности широкого приспособления к разнообразным условиям в сочетании с большой древностью данных форм.

Необходимо, наконец, подчеркнуть еще одно весьма существенное обстоятельство, на которое обращал внимание уже Гребнер (1914, стр. 124). Вода как среда обитания большинства водорослей гораздо менее зависит от климатического фактора, нежели воздух, и является более постоянной. К тому же, как справедливо отмечает Патрик (Patrick, 1948), растения, живущие в воде, должны быть приспособлены только к одной среде, в то время как растения, живущие на суше, встречаются с двумя средами — воздухом и почвой. Все это несомненно способствует большей протяженности ареалов водных растений. В связи с этим интересно указание Н. Н. Воронихина (1950, стр. 196) на то, что наземные водоросли, по-видимому, в значительной мере подчиняются законам географического распространения растительных организмов. Воронихин иллюстрирует это рядом примеров из зеленых и синезеленых водорослей.[1] Здесь можно еще сослаться на почвенные водоросли. Против утверждения некоторых авторов об однотипности этих организмов во всем мире в свое время возражал М. М. Голлербах (1936). Интенсивно развернувшееся за последние годы изучение флоры почвенных водорослей СССР действительно дает основания утверждать, что в их распространении имеют место определенные географические закономерности (Зауер, 1951; Мельникова, 1953), хотя вопрос этот изучен еще далеко не достаточно.

Постоянство воды как среды обитания большинства водорослей приводит к тому, что особо важное значение в их распространении приобретают специальные условия их биотопов, т. е. экологические факторы, которые в водоемах даже одной климатической зоны бывают различными. Среди низших водорослей существует немало убиквистов, обитающих в водоемах разнообразных типов и поэтому широко распространенных часто независимо от климата. Таковы, например, по Шода (Chodat, 1926), представители рода *Scenedesmus*. Однако в то же время хорошо известно, что многие водоросли развиваются только в пределах весьма небольших колебаний физико-химических свойств среды, вследствие чего могут даже служить своего рода биологическими индикаторами, т. е. показателями условий, имеющихся в водоеме. Это обстоятельство находит себе и практическое применение в так называемом биологическом анализе воды на загрязнение ее органическими веществами и на соленость.

---

[1] Заметим, однако, что в литературе имеются и противоположные данные. Так, Цендер (Zender, 1953) отмечает, что водорослевая растительность скал в тропиках мало отличается от таковой в умеренных широтах.

В пользу наличия зависимости распределения водорослей от географических и экологических факторов говорит и существование разных их сообществ — характерных комплексов форм в различных районах. В многочисленных работах по фитопланктону континентальных водоемов установлены разные области, неодинаковые по своей альгофлоре.[1] В этих условиях речь идет, правда, не о географических границах расселения отдельных видов, но несомненно, что сама возможность такого районирования говорит в пользу того, что виды низших водорослей действительно занимают определенное место в «экономике» природы.

Мы видим, таким образом, что географический и экологический критерии вида имеют определенное значение в систематике водорослей, хотя некоторые группы их отличаются в этом отношении большим своеобразием.

Значительный интерес представляет вопрос о том, насколько сложны или просты виды у водорослей, т. е. являются ли они поливалентными (заключающими несколько мелких константных единиц, называемых нами formae constantes; см. Полянский, 1956а) или моновалентными (лишенными подобной дифференцировки). Учитывая большое значение полового процесса как важного фактора внутривидового полиморфизма,[2] следует полагать, что у водорослей, способных к половому воспроизведению, виды должны быть в этом смысле сложнее, чем у водорослей агамных и апогамных, характеризующихся клональными видами. Именно поэтому мы остановимся преимущественно на последних. При этом нужно иметь в виду, что, как подчеркивает Н. Н. Воронихин (1946б, стр. 19), мелкие, относительно константные, внутривидовые формы следует представлять себе «не в качестве самостоятельных элементарных рас, подчиненных видам высшего ранга и слагающихся в систему, а в качестве мелких константных группировок особей той совокупности поколений, в пределах которой процессы развития сочетаются со значением целого, как основной таксономической единицы».

Прежде чем перейти к рассмотрению соответствующих фактических данных, необходимо сделать несколько общих замечаний.

Ясно, что существующее представление о полиморфизме вида зависит не только от действительного наличия внутри вида мелких константных групп, но и от степени их выявленности в настоящее время. Между тем число признаков, которыми мы пользуемся для разграничения видов, часто очень ограничено. К тому же это почти исключительно морфологические признаки. Едва ли можно сомневаться в том, что наше представление о полиморфизме значительно обогатилось бы при более глубоком познании также и других признаков (особенно — физиологических).

Истинному представлению о полиморфизме вида у низших водорослей препятствует также крайне узкое понимание вида многими современными альгологами.[3] Тенденция обозначать специальным видовым именем каждую относительно постоянную форму приводит к тому, что среди «видов» сплошь и рядом фигурируют формы, которые правильнее рассматривать как часть вида. Впоследствии они нередко, при «укрупнении» видов, — путь, на который вступил ряд альгологов (из советских

---

[1] См. по этому поводу, например, у Н. Н. Воронихина (1950).

[2] Термин «полиморфизм» имеет у разных авторов различное значение. Мы применяем его здесь в том смысле, в каком он часто употребляется по отношению к высшим растениям, т. е. в смысле наличия внутри вида мелких, константно (в отношении нормы реакции) различающихся между собой групп.

[3] См. по этому поводу у В. И. Полянского (1936б, 1956а).

авторов особенно Еленкин и в последний период своей жизни Воронихин), — и занимают именно это, подобающее им, место в качестве так или иначе квалифицируемых внутривидовых единиц.

Наконец, наше представление о внутривидовом полиморфизме низших водорослей во многом лимитируется и методами их изучения. Дело в том, что это явление может быть часто с полной несомненностью констатировано только при применении метода культур. Правда, и наблюдения в природных условиях могут дать весьма ценный материал по этому вопросу, но он в большинстве случаев будет все же несвободен от большей или меньшей доли гипотетичности. Но изучение низших водорослей в культурах ведется не так давно [начиная с Бейеринка (Bejerinck, 1890)]. Интересно, что различия между выявляемыми в культурах мелкими константными формами подчас носят в значительной мере физиологический характер, т. е. они представляют собой то, что называют физиологическими расами (Артари, 1902; Chodat, 1914а, 1914б). Важно также, что в ряде случаев различия проявляются в разной амплитуде изменчивости как отдельных морфологических признаков, так и всего их комплекса (Ягужинский, 1935, 1936, 1937а, 1937б). У некоторых десмидиевых мелкие морфологические различия между подобными формами становятся заметными в культурах только на определенной стадии развития водоросли (в период размножения), а потом сглаживаются (Ondraček, 1937). Показательным примером того, в какой мере метод культур позволяет внести существенные коррективы в наши представления о характере изменчивости низших водорослей и об их полиморфизме, могут служить и исследования Буррелли (Bourrelly, 1940) над *Pediastrum*. Широко применив клональные культуры, Буррелли установил здесь наличие ряда мелких константных форм, что находится в полном противоречии с данными предшествующих авторов, изучавших этот род.

В настоящее время в литературе накоплен уже довольно большой фактический материал, бесспорно доказывающий поливалентность ряда видов водорослей, относящихся к разным группам, или во всяком случае дающий серьезные основания для того, чтобы высказать такое предположение.

В познании полиморфизма зеленых водорослей определенное значение имели работы Шода (Chodat, 1909, 1913, 1914а, 1914б, 1926, 1928, 1929), показавшие наличие в пределах многих морфологически более или менее однотипных видов большого количества мелких константных форм, различающихся между собой не только физиологически, но в ряде случаев и морфологически. Выявление их обычно требует применения метода культур, но они, по мнению Шода, существуют и в природе и число их, вероятно, безгранично велико. Интересно, что Шода преимущественно изучал роды, лишенные полового процесса. Сошлемся также на упомянутые выше исследования С. Н. Ягужинского (1935, 1936, 1937а, 1937б) над *Scenedesmus*, Ондрачека (Ondraček, 1937) над некоторыми Desmidiales и др. По отношению к синезеленым этот вопрос был, по литературным данным, рассмотрен нами ранее (Полянский, 1936б, 1956а). Там же указан ряд примеров поливалентных видов из других групп водорослей. Значительное число случаев наличия у разных низших водорослей мелких, морфологически различных, внутривидовых групп, считаемых константными, приводит Н. Н. Воронихин (1946а, 1946б, 1950). Упомянем еще интересную работу Кнудсона (Knudson, 1953), специально посвященную внутривидовой систематике и эволюции широко распространенной диатомеи *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., и т. д.

Константные внутривидовые формы у водорослей в разных случаях представляют собой явления различного порядка. Очень важно, что они иногда сосуществуют в одном местонахождении, иногда же, как мы уже отмечали, оказываются приуроченными к разным местонахождениям. На эту сторону дела, представляющую большую важность в связи с проблемой видообразования у данных организмов, обращает особое внимание Н. Н. Воронихин (1946а, 1950, 1951); он подчеркивает, что в некоторых случаях удается констатировать бо́льшую или меньшую зависимость в распределении подобных «элементарных рас» от экологических и, — что особенно интересно, — от географических факторов. На различия экологического порядка между клонами десмидиевых, происходящими из разных местонахождений, указывает Ондрачек (Ondraček, 1937). Однако, с точки зрения выявления поливалентного характера видов, все эти данные вполне сопоставимы друг с другом. Спрашивается, насколько можно их обобщить?

Напомним прежде всего, что по отношению к высшим организмам вопрос об универсальном характере полиморфизма вида решается обычно в положительном смысле. На то, что все их виды полиморфны, указывал ряд авторов (Вавилов, 1935; Синская, 1942; Майр, 1947, и др.). Однако совершенно ясно, что чисто механически перенести этот вывод на водоросли мы не имеем права. Крайнюю позицию в этом вопросе занимает Н. Н. Воронихин (1946а, 1950, 1951). По его мнению, «вид, как этап эволюции, по самому существу своему должен быть поливалентным, обнимая собой множество константных мелких форм разной степени выражения физиологического и морфологического различия» (1946а, стр. 243). Таким образом, поливалентный характер видов у водорослей Воронихин считает всеобщим явлением и полагает, что виды у них имеют весьма сложный состав. Иначе смотрит на дело Еленкин. В своей монографии синезеленых водорослей (1936) он полностью принимает существование поливалентных видов, встречающихся здесь, по его мнению, нередко. Однако наряду с этим Еленкин вполне определенно указывает, что многие изменчивые виды представляют собой не что иное, как модифицирующие в широких пределах биотипы (например, *Gloeocapsa alpina*, *G. magma*, *Tolypothrix Elenkinii* и др.). При этом им подчеркивается, что состав видовой единицы у синезеленых вообще менее сложен, чем у большинства других растений, вследствие отсутствия у них полового процесса и гибридизации.

Следует подчеркнуть, что многочисленные примеры поливалентных видов, приводимые Воронихиным, обосновываются только наблюдениями флористического порядка, без применения метода культур. При этих условиях, как мы отмечали выше, полной уверенности в правильности данного вывода у нас быть не может и он остается не чем иным, как более или менее вероятной гипотезой.

Стало быть, оставаясь на почве строго проверенных фактов, мы можем только утверждать, что в ряде случаев поливалентный характер видов у низших водорослей доказан, а в других (и таких, разумеется, большинство) подобных доказательств нет. Следовательно, придача этому факту всеобщего значения является в настоящее время в значительной мере делом личных взглядов, общих принципиальных установок и теоретических воззрений на процесс видообразования.

Насколько же можем мы признать правильным вышецитированное положение Воронихина о том, что вид по самому своему существу (как этап эволюции) должен быть поливалентным?

Здесь прежде всего необходимо обратить внимание на следующее. Майр (1947, стр. 162) справедливо указывает, что «природные виды» обычно значительно более сложны, чем «виды систематиков». Систематик и не нуждается в той степени расчленения вида, которая необходима для исследователя, специально изучающего процесс видообразования. Нет никакого сомнения в том, что такой, далеко идущий анализ имеет выдающийся интерес и значение с точки зрения изучения начальных этапов этого процесса. Однако, исследуя таковые, мы уже покидаем область систематики и переходим в область генетики. Поэтому и те виды, которые систематически являются моновалентными (и не потому, что их поливалентный характер еще ускользает от нас, а потому, что они действительно таковы), могут быть генотипически не вполне однородными.

Однако, учитывая неспособность многих низших водорослей к половому воспроизведению, а также то, что водная среда, в которой обитает большинство из них, отличается относительно большим постоянством, мы вместе с Еленкиным допускаем, что на определенном этапе своего развития виды здесь объединяют и в значительной мере генотипически однородных особей. Таковыми, в частности, могут быть молодые виды, особенно если они ведут свое начало от одной особи, с возможностью чего здесь, по-видимому, приходится считаться.

Таким образом, мы не согласны с Воронихиным относительно «универсализации» им явления поливалентности видов у низших водорослей, даже если это явление понимать как синоним генотипического полиморфизма и, тем более, если придавать ему тот более ограниченный, «систематический» смысл, на котором мы настаивали выше.

Мы последовательно рассмотрели некоторые особенности видов у водорослей, имея в виду преимущественно наиболее примитивных их представителей. Это рассмотрение дало нам возможность отметить ряд их особенностей по сравнению с видами высших растений, а также убедиться в том, что у нас нет достаточных оснований, чтобы отрицать применимость понятия «вид» к этим организмам.

Само собой разумеется, что мы не имели при этом в виду такой субъективный момент, как недостаточная во многих отношениях изученность этих организмов, накладывающая определенный отпечаток на наши современные сведения о видах у них. Самым существенным недостатком современного состояния наших представлений о виде у интересующих нас объектов безусловно является далеко еще не преодоленный на деле отрыв растения от среды. Поэтому глубоко прав А. А. Еленкин (1936, стр. 463—473), когда он настойчиво обращает внимание альгологов на необходимость достижения и оформления «эко-морфологического» принципа в систематике водорослей.

III

Всякое явление может быть понято только с учетом его происхождения. Это в полной мере приложимо и к виду. Поэтому проблема вида неразрывно связана с проблемой видообразования: обе они по существу составляют единую проблему.

Проблема видообразования, так же как и проблема вида, имеет общебиологическое значение, и основные факторы этого процесса должны быть едиными для всего органического мира. Все же в разных группах видообразование несомненно обладает своей спецификой, выяснение которой представляет значительный интерес.

О видообразовании у водорослей мы знаем очень мало и поэтому вынуждены ограничиться здесь только некоторыми, весьма общими замечаниями. При этом нас особенно интересуют низшие водоросли, в первую очередь те из них, которые лишены полового процесса. У более сложно построенных водорослей, размножающихся половым путем, процесс видообразования, нужно думать, более схож с таковым у высших растений.

Прежде всего необходимо остановиться на том, насколько приложимы к низшим водорослям основные генетические понятия и термины, выработавшиеся по отношению к высшим организмам. На своеобразие их с генетической точки зрения указывалось неоднократно, и, действительно, ряд понятий, вполне законных для высших организмов, не может найти здесь применения. Так, по отношению к низшим водорослям, не способным к половому размножению, теряют смысл все те представления, которые связаны с процессом половой гибридизации. Однако совершенно справедливое положение о генетическом своеобразии этих организмов не должно превращаться в отрицание применимости к ним основных и общих понятий из области генетики — совершенно аналогично тому, как все своеобразие вида у них не должно приводить к отрицанию существования здесь этого явления природы. Вот почему мы в свое время (Полянский, 1936б) возражали против утверждения некоторых биологов (например, Plate, 1913) о непригодности простейших для разрешения проблем наследственности, а также против встречающейся иногда тенденции связывать наследственность исключительно только с половым размножением. Точно так же и такие основные понятия, как «фенотип», «генотип», «норма реакции» и др., несомненно применимы к агамным простейшим, как и к высшим организмам.

У водорослей, так же как у высших растений, можно различить два основных типа изменчивости (не считая изменчивости, вызванной скрещиванием, которая нас здесь специально не интересует). В одних случаях изменения не выходят за пределы исторически сложившейся нормы реакции и сводятся к реализации наследственных возможностей развития, уже имеющихся налицо. Эти изменения в большинстве случаев легко обратимы. Их, как известно, называют фенотипическими изменениями, или модификациями. В других случаях организм уклоняется от «обычного» пути, изменение выходит за пределы нормы реакции и, поскольку оно закрепляется в потомстве, можно говорить о возникновении новых возможностей развития, о создании новой нормы реакции. Изменения этого рода называются генотипическими изменениями, или мутациями. Однако этот последний термин, как известно, употребляется в разном значении и часто получает ограниченное толкование в связи с хромосомной теорией наследственности. Мы будем пользоваться им здесь только в указанном выше, широком смысле, отнюдь не связывая его ни с этой теорией, ни с хромосомным аппаратом клетки, поскольку такая связь отнюдь не обязательна. Напомним, что среди низших водорослей имеется тип синезеленых, у которых морфологически оформленное ядро и хромосомы вообще отсутствуют.

Нужно подчеркнуть, что обе эти формы изменчивости имеют в конечном счете общий источник — внешнюю среду, и различие заключается лишь в том, происходит или не происходит при этом изменение природы организма (его генотипа). Следует также помнить, что далеко не все факторы внешней среды равноценны: изменение некоторых условий, необходимых для развития какого-либо признака, может вызвать суще-

ственное изменение организма, тогда как перемена в ряде других факторов, не играющих подобной роли, не произведет такого эффекта (Муромцев, 1954).

Разграничение этих двух форм изменчивости, безусловно, не исключает наличия между ними самой тесной связи. На вероятность адекватного перехода фенотипических изменений в генотипические у низших водорослей мы в свое время уже обращали внимание (Полянский, 1936а, 1948а). Вероятно, именно с этой точки зрения следует объяснить, например, случаи «привыкания» водорослей к новым условиям культуры, причем «привычка» эта становится впоследствии необратимой. На это для некоторых протококковых указывает А. П. Артари (1902), а для десмидиевых Лефевр (Lefévre, 1939).

Особый интерес в связи с проблемой видообразования представляет вопрос о мутационной изменчивости у водорослей как элементарной основе их эволюционного процесса. Достоверные случаи мутаций отмечены у них в сравнительно небольшом числе, не во всех группах, и относятся преимущественно к работам последних лет. Ряд соответствующих примеров был, по литературным данным, приведен в одной из наших статей (Полянский, 1956а). Отметим только, что факты получения мутаций под влиянием факторов необычного порядка (X-лучи, ультрафиолетовые лучи), с которыми организм нормально не встречается, не представляют, с точки зрения проблемы видообразования, особого интереса. Зато случаи, когда в культуре при отсутствии такого рода воздействий возникают новые константные формы (а подобных примеров мы знаем несколько, см. Полянский, 1956а), заслуживают большого внимания. Особенно интересны факты появления таких форм в пределах клональной культуры, как это было констатировано Шода (Chodat, 1929) у *Chlorella rubescens* Chod.

Необходимо сделать еще несколько замечаний по вопросу о влиянии на эволюционный процесс отсутствия полового воспроизведения, на чем мы отчасти уже останавливались. За последнее время рядом авторов высказана мысль, что утеря полового процесса в значительной мере ограничивает возможные пути дальнейшей эволюции. Так, Е. Н. Синская (1948), рассматривая апомиксические (и самоопыляющиеся) виды как боковые ветви эволюции, замечает: «. . . еще не доказано, что эволюция здесь может вести к ароморфозу» (стр. 358). Впрочем, она тут же (имея в виду апомиксические виды) справедливо подчеркивает, что эта ветвь, хотя и боковая, но здоровая и жизнеспособная. Еще дальше идет И. И. Шмальгаузен (1946), полагающий, что прекращение скрещивания (вследствие постоянного бесполого размножения, в результате установления партеногенеза или самооплодотворения) ведет к разбивке вида на отдельные линии — биотипы. Это, как уже сказано, утверждает и С. С. Хохлов (1946). Однако последний расценивает данное обстоятельство как переход к «новой эре эволюции». По мнению же Шмальгаузена, подобные виды являются, наоборот, конечными тупиками эволюционного процесса, «утрачивают перспективы дальнейшей прогрессивной эволюции» (1946, стр. 172).

Роль скрещиваний в эволюции, по мнению Шмальгаузена, особенно велика потому, что отдельные мутации, как правило, неблагоприятны, но при их комбинировании иногда получается положительный эффект: возникают комбинации, превосходящие в известных отношениях нормальную особь. Здесь не место входить в более подробное рассмотрение этих воззрений. Важно только отметить, что дефективность мутаций, как под-

черкивает Шмальгаузен, связана с наличием в организме сложных коррелятивных зависимостей, вследствие чего почти всякое изменение организации (мутация) как нарушающее эти исторически установившиеся взаимозависимости в самом организме и в его соотношениях со средой будет неблагоприятным. Отсюда следует, что отрицательный эффект мутации должен, очевидно, находиться в обратной зависимости от сложности коррелятивных связей, на что указывает и И. И. Шмальгаузен (1939, стр. 31). Поэтому естественно предположить, что у низших водорослей, у которых коррелятивные связи, очевидно, далеко не так сложны и многогранны, как у высших организмов,[1] вероятность возникновения полезных мутаций значительно выше. Стало быть, даже исходя из шмальгаузеновской характеристики мутаций, можно полагать, что у них отсутствие гибридизации не должно иметь своим последствием невозможность прогрессивной эволюции. Это тем более вероятно, что, как это неоднократно указывалось рядом авторов (например, Поляков, 1947; Полянский, 1947), есть основания утверждать, что явление дефективности мутаций переоценено Шмальгаузеном.

Необходимо также подчеркнуть, что агамные и апогамные низшие водоросли, будучи в известном смысле сопоставимыми с апомиксическими видами высших растений, обладают и своей спецификой. Мы уже отмечали значительную пластичность многих из них. Значительное разнообразие видов и их приспособленность к различным, иногда крайним и варьирующим условиям внешней среды свидетельствуют об их широкой «адаптивной норме». Мы полагаем, что по отношению к ним нет оснований отрицать возможность прогрессивной эволюции по типу ароморфоза. Такого рода ароморфозом являлось, например, возникновение (по-видимому, независимое) в разных филогенетических рядах водорослей монадной формы строения, давшей им широкие эволюционные перспективы (см., например, Полянский, 1956б).

Из соображений, высказанных по вопросу о видообразовании у водорослей, наибольший интерес для нас представляют воззрения Шода и Воронихина.

Шода в течение многих лет занимался вопросом о происхождении форм у низших водорослей, исследовав в общей сложности более 300 видов, причем в первую очередь им обращалось внимание на роды, неспособные к половому воспроизведению. Констатированный Шода факт наличия у асексуально размножающихся водорослей большого числа константно отличающихся друг от друга «элементарных видов» объясняется им мелкими мутациями, которые и являются единственным способом их образования. Что касается механизма возникновения этих различий, то Шода (Chodat, 1928) считал возможным рассматривать их как результат случайных неточностей в делении ядра. Эти мелкие мутации происходят направленно (ортогенетически), обнаруживая определенный параллелизм у разных типов, и совершенно безотносительно к борьбе за существование и естественному отбору, поскольку они носят индифферентный характер. Свои воззрения Шода (Chodat, 1929) обозначает как «обобщенную теорию мутаций» (la théorie de la mutation généralisée). Сущность ее сводится к тому, что обнаруживаемая в культурах исключительная константность «элементарных видов» в действительности иллюзорна. «Общим фактом, — пишет Шода (Chodat, 1929, p. 37—38), —

---

[1] И. И. Шмальгаузен (1946) считает, что вообще у растений регуляторный аппарат не так развит, как у высших животных.

является не константность, а микромутация; константность симулируется сосуществованием в одной и той же колонии большого числа племен («lignées»), отклонение которых от среднего типа редко более значительно, чем отклонение, вызванное флюктуацией, а вследствие этого микромутация этих водорослей может быть выявлена не иначе как посредством совершенных методов генетики в строго стандартизированных средах».

Как не трудно заметить, воззрения Шода крайне односторонни. Не выдерживает критики высказанное им представление о механизме возникновения мелких мутаций, рассматриваемых в полном отрыве от факторов среды. Недооценка среды и отбора — основная принципиальная ошибка Шода, и с этих позиций видообразование, очевидно, объяснено быть не может. Однако его мысль о «насыщенности» популяций асексуально размножающихся низших водорослей мелкими мутациями заслуживает внимания, тем более, что она обосновывается и экспериментальными данными.

Исходя из совершенно иных концепций, до известной степени близкие взгляды высказывает Е. П. Браславская (1952). Работая с эвгленами (преимущественно с *E. gracilis*), она обратила внимание на многообразные индивидуальные различия между особями, как морфологические, так и физиологические, имеющие место даже в пределах клона. Эти изменения, по ее мнению, возникают в процессе деления, приводящего к появлению двух разнокачественных клеток. Браславская высказывает при этом весьма правдоподобную мысль, что именно в этот период, в момент «рождения» нового дочернего организма, даже неуловимые нами воздействия внешней среды могут вызвать наибольший эффект. Накопляясь в последовательном ряду поколений, эти мелкие изменения могут привести к значительным различиям — к возникновению новых рас и видов. К сожалению, константность возникающих изменений Браславской не изучалась и все ее соображения носят в значительной мере умозрительный характер.

Ряд интересных положений, имеющих непосредственное отношение к проблеме видообразования у низших водорослей, был высказан Н. Н. Воронихиным (1946а, 1950, 1951), хотя эта проблема в целом специально им не рассматривается и, в частности, вопрос о происхождении «элементарных рас», в отличие от Шода, затронут очень мало. Мы уже видели, что Воронихин признает существование у низших водорослей большого количества мелких константных форм («вариантов»), характеризующихся бо́льшими или меньшими физиологическими и морфологическими различиями и входящими в состав вида как части целого. «Влияния комбинаций факторов среды, — пишет он (1946а, стр. 243), — многообразны; также многообразны должны быть и ответные реакции вида. Дело отбора — выявить и удержать те или иные варианты и даже комплексы их, более или менее приспособленные к средней влияния факторов среды, хотя бы на минимальной площади». Поэтому естественно полагать, что возникающие «варианты» должны некоторое время существовать вместе, в одном местонахождении.[1] Далее, в процессе дивергенции, на их основе образуются разновидности — зачатки новых видов. Наконец результатом динамического внутривидового процесса будет являться то, что в пределах данных морфологических границ вида в различных географических районах будут образовываться разные комплексы «вари-

[1] Воронихин сравнивает такие группы с так называемым первичным клубком изореагентов (Синская, 1931).

антов». Что же касается обособления морфологически отличающихся групп «вариантов», то, очевидно, следует ожидать, что оно будет лучше выражено в районах, более различающихся по своим естественно-историческим условиям.

Из сказанного видно, что, в отличие от Шода, проблема видообразования рассматривается Воронихиным в неразрывной связи с данными экологического и географического порядка и в этом, безусловно, сильная сторона воззрений Воронихина. Однако мы уже отмечали, что «сложность» вида у низших водорослей им несомненно переоценивается.

Подводя некоторый итог сказанному, мы можем, очевидно, прийти к выводу, что, несмотря на малую изученность мутационной изменчивости у низших водорослей, последняя здесь фактически установлена и мутации — в том широком понимании, какое мы придаем этому термину, — являются здесь, как и у высших организмов, основным материалом для эволюционного процесса. При этом нельзя не согласиться с теми авторами (Муромцев, 1954, и др.), которые подчеркивают, что у простейших одноклеточных организмов, не обладающих, в отличие от высших, столь сложной системой разнообразных органов и функций, регулирующих их состояние в условиях изменений внешней среды, наследственность, вероятно, менее консервативна и менее устойчива и размах изменчивости должен быть бо́льшим. Это, можно думать, относится и к мутационной изменчивости. Мутации эти могут быть очень разнообразными. Нужно полагать, что относительная простота организации низших водорослей имеет своим последствием большую однотипность их ответных реакций на воздействия внешних факторов, вследствие чего роль «определенной изменчивости» (в смысле Дарвина) должна быть здесь особенно велика. Это не значит, однако, что единичные изменения (т. е. изменения, проявляющиеся у отдельных особей) не играют у них никакой роли в эволюционном процессе. Учитывая нередко наблюдаемую в природе исключительную быстроту бесполого и вегетативного размножения низших водорослей, кажется вероятным, что случаи закрепления в потомстве единичных изменений должны встречаться здесь чаще, чем у высших, сексуально размножающихся организмов, у которых они из-за случайной гибели отдельных особей легко теряются.

С этим связан и другой вопрос: о происхождении совокупности поколений, составляющих вид, от одной или от нескольких особей. Еще Дарвин в свое время высказался отрицательно по вопросу о возможности происхождения новых видов от одного организма. И современные представления о том, что начало новому виду дает не отдельная особь, а целая популяция, вполне солидаризируются с этим дарвиновским представлением.[1] Едва ли можно сомневаться в том, что и у низших водорослей во многих случаях дело обстоит так же и новый вид возникает на основе более или менее сходных изменений у ряда особей. В этом случае вид даже на начальных стадиях своего развития никогда не бывает клоном, но с момента своего возникновения уже оказывается совокупностью клонов. И так как, очевидно, далеко не всегда эти изменения будут вполне подобны друг другу, то такой вид с самого начала может оказаться более или менее «сложным», хотя, в соответствии с современным пониманием данного термина (Шмальгаузен, 1947, стр. 490—492), он будет являться группой монофилетического происхождения.

---

[1] См., например, итоговую статью дискуссии по проблеме вида в «Ботаническом журнале» (т. 39, № 2, 1954).

Однако у низших водорослей, по-видимому, возможен и другой путь видообразования, а именно: возникновение нового вида из одной единственной особи (Полянский, 1956а). Учитывая сказанное выше о значительной скорости размножения этих организмов, кажется вероятным, что виды здесь могут иногда возникать в форме одного клона. В этом случае вид будет буквально тем, что В. Л. Комаров (1940, стр. 204) образно характеризует словами «обособленный в порядке эволюции отдельный организм». Такие виды будут в течение некоторого отрезка времени являться «простыми» и представлять собой в сущности один широко размножившийся клон. Ясно, однако, что и в этих случаях новый вид будет возникать через множество особей.

В связи с этим нелишним будет напомнить о необходимости различать формо- и видообразование — положение в такой же мере справедливое по отношению к водорослям, как и к высшим организмам. Оба эти процесса теснейшим образом связаны друг с другом, но ставить знак равенства между ними нельзя. Отождествление формообразования с видообразованием, как правильно подчеркивает К. М. Завадский (1954), возможно только при ошибочном сведении вида к особи, а нового вида — к изменившейся особи. Как бы ни были значительны изменения, возникающие у отдельных особей (формообразование), появление их еще не означает «рождения» нового вида, хотя и является необходимым этапом на этом пути. Только тогда, когда совокупность поколений, происшедших от таких измененных предков, займет определенное место в «экономике» природы, можно говорить о появлении нового вида.[1] Прав П. А. Баранов (1953), подчеркивающий, что от зарождения новой формы до становления истинного вида — «дистанция огромного размера», причем условия, делающие возможным это становление, складываются гораздо реже, чем условия, вызывающие изменение отдельных особей (Муромцев, 1954). Видообразование есть во всех случаях процесс исторический, но скорость его может быть, в зависимости от конкретных условий, существенно различной. Оно всегда происходит через естественный отбор. Новый вид не может появиться вне и помимо отбора. Забывать это, отождествлять формо- и видообразование — значит отходить от того исторического взгляда на природу, обоснование и последовательное проведение которого представляет собой, как известно, бессмертную заслугу Дарвина (Тимирязев, 1939б, стр. 317—318).

Следует еще обратить внимание на некоторое своеобразие естественного отбора у интересующих нас организмов. Мы имеем в виду высказанную И. И. Шмальгаузеном (1946) мысль об особой жесткости отбора у гаплоидных организмов, поскольку у них все безусловно неблагоприятные мутации сразу и полностью элиминируются. Поэтому отбор тут в значительной мере играет отсеивающую роль (Шмальгаузен, 1946), на что обращает внимание и А. Л. Тахтаджян (1955). Среди водорослей так должно быть у форм, не способных к половому воспроизведению, а также у форм, хотя и размножающихся сексуально, но имеющих зиготическую редукцию и характеризующихся вследствие этого гаплофазным циклом, широко здесь распространенным. Это не значит, однако, что значение отбора может быть в этих случаях уподоблено простому ситу. Творческая роль его налицо и тут, хотя проявляется она главным образом в определении возможных направлений последующей измен-

---

[1] См. по этому поводу итоговые статьи дискуссии по проблеме вида в «Ботаническом журнале» (т. 39, № 2, 1954; т. 40, № 2, 1955).

чивости, поскольку они зависят от природы организма, исторически созидаемой в ходе эволюции естественным отбором.

По отношению к низшим водорослям трудно сказать что-либо определенное о путях возникновения у них межвидового гиатуса. То, что нам известно о характере их изменчивости и об особенностях видов у них (разграниченность которых далеко не всегда является полной), говорит в пользу вторичного происхождения гиатуса, в полном соответствии с дарвинским принципом дивергенции. Нельзя также не согласиться с Воронихиным, который, как мы видели, определенно высказывается в пользу постепенного возникновения новых видов — через более мелкие, чем вид, систематические группы.

В литературе, однако, встречается и другая точка зрения — о прерывистом, скачкообразном характере изменчивости, будто бы сразу приводящей к появлению новых видов водорослей. По отношению к диатомовым сторонником такого взгляда и противником признания постепенного происхождения видов является Смолл (Small, 1945, 1948а, 1948б). Согласно его представлениям, новые виды у этих организмов возникают посредством «одноступенчатых видовых мутаций» (1948б, р. 342) в результате «внезапного, быстрого изменения в одном ядре одного организма. . .» (1948б, р. 344). Основным доводом в пользу этого взгляда, находящегося в явном противоречии с современным пониманием процесса видообразования, является отсутствие в ископаемом состоянии переходных форм между видами. Но этот аргумент, как известно, в свое время был достаточно разобран Дарвином, и мы не станем на нем останавливаться. Подобного «видообразования» мы у водорослей не знаем, равно как и внезапных «порождений» одних видов другими по типу описанных за последнее время у некоторых растений (Лысенко, 1952, и др.), как это уже было отмечено нами в другом месте (Полянский, 1956а). Все, что нам известно о возникновении новых форм у водорослей, говорит против подобного понимания видообразования, так как нельзя же всерьез считать «новыми видами» отдельные, морфологически иногда сильно различающиеся стадии развития некоторых водорослей, слагающиеся в закономерный, подчас достаточно сложный, жизненный цикл, или некоторые резкие морфологические уклонения. Если некоторые из них в свое время и описывались в качестве самостоятельных «видов», то ошибочность этого давно уже доказана. Думать иначе — значило бы вернуться на позиции давно опровергнутой теории полиморфизма Гансгирга (Hansgirg, 1885) и других альгологов второй половины прошлого века.

Сказанное не означает, однако, что сама изменчивость у водорослей никогда не носит прерывистого характера. Последнее, как мы видели, было экспериментально установлено Успенским у *Spirogyra*. Поэтому первичное в некоторых случаях возникновение межвидового гиатуса едва ли может здесь a priori отрицаться. Соответствующими данными на этот счет мы не располагаем, но это явление, если оно здесь и встречается, скорее всего представляет собой исключение из общего правила.

Необходимо еще сказать несколько слов о роли изоляции как фактора видообразования у интересующих нас объектов. Для водорослей, размножающихся половым путем, вопрос этот, очевидно, принципиально решается так же, как и для других растений, способных к сексуальному воспроизведению. Что же касается агамных и апогамных водорослей, то роль изоляции как обстоятельства, препятствующего смешению разных групп, здесь, очевидно, полностью отпадает, поскольку половая гибридизация невозможна. Следовательно, говорить о физиологической

изоляции тут вообще не приходится. Что же касается географической изоляции, то ее значение в данном случае опять-таки не в том, что она является барьером, исключающим скрещивание, а только в том, что попадание особей данного вида в разные районы, различающиеся по своим естественно-историческим условиям, будет, очевидно, способствовать разному направлению изменчивости и эволюционного процесса и в силу этого более резкому обособлению форм, как это справедливо подмечено Воронихиным. Поэтому здесь речь может идти не об изоляции в буквальном смысле этого слова, а лишь о влиянии различных экологических и географических факторов на процесс видообразования.

Таким образом, у водорослей, как и во всем органическом мире, новые виды возникают в процессе естественного отбора, который, разумеется, не может быть оторван от изменяющего действия среды. Как подчеркивает Б. А. Келлер (1948, стр. 53), «условия существования одновременно и отбирают растения и действуют на них преобразующим образом через их приспособительные реакции». Многообразие видов, их относительная приспособленность к условиям среды есть проявление творческой роли отбора. Именно в процессе отбора создаются и обособляются совокупности сходных (хотя и нетождественных) и связанных общностью происхождения клонов, более или менее резко отграниченные от других таких же совокупностей, характеризующиеся «географической определенностью» и приуроченные к тому или иному биотопу. Они (эти совокупности) представляют собой несомненные реальности, являются целостными группами, и их возникновение знаменует собой определенный этап эволюционного процесса. Это и есть клональные виды — простейшее проявление «видовой жизни». В результате их дальнейшего усложнения, в связи с возникновением полового процесса, появились иные формы внутривидовых связей, наблюдать которые мы можем как у многих водорослей, так и у более сложных растений, вплоть до высших представителей растительного мира.

Литература

(Артари А. П.) A. Artari. 1902. Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 20.

Баранов П. А. 1953. О видообразовании. Ботан. журн., 38, 5.

Бартенев А. Н. 1926. О низших таксономических единицах. Изв. Северокавк. гос. унив., 11.

Браславская Е. П. 1952. Деление как возникновение новых рас и видов микроорганизмов. Изв. Акад. наук АрмССР, биолог. и сельскохоз. науки, 5, 11.

Вавилов Н. И. 1931. Линнеевский вид как система. Сельхозгиз, М.—Л.

Вавилов Н. И. 1935. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Сельхозгиз, М.—Л.

Воронихин Н. Н. 1946а. О полиморфизме Spirulina platensis (Nordtst.) Geitl. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей. Сов. ботаника, 14, 4.

Воронихин Н. Н. 1946б. Опыт классификации внутривидовых вариантов Scenedesmus quadricauda (Turp.) Bréb. в водоемах Валдайского и Демянского районов Ленинградской области. Ботан. журн. СССР, 31, 5.

Воронихин Н. Н. 1950. Принципы флористических исследований в области альгологии водоемов континента. Пробл. ботаники, 1.

Воронихин Н. Н. 1951. О некоторых водорослях Боровского заповедника в связи с вопросом о виде у водорослей континентальных водоемов. Тр. Всесоюзн. гидробиолог. общ., 3.

Голлербах М. М. 1936. К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 3.

Гребнер П. 1914. География растений. М.

Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., 3. Изд. АН СССР, М.—Л.

Дарвин Ч. 1951. Изменения домашних животных и культурных растений. Соч., 4. Изд. АН СССР, М.—Л.
Еленкин А. А. 1931. О некоторых съедобных пресноводных водорослях. Природа, 10.
Еленкин А. А. 1936. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. Изд. АН СССР, М.—Л.
Еленкин А. А. и М. М. Голлербах. 1930. О положении в системе слизистых лишайников Leptogium Issatchenkoi Elenk. в связи с вопросом о значении индивидуальных (обратимых) и наследственных (необратимых) вариаций. Журн. Русск. ботан. общ., 15, 3.
Жузе А. П. 1939. Палеогеография водоемов на основе диатомового анализа. Тр. Верхневолж. эксп., 4.
Жузе А. П., А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова. 1949. Диатомовый анализ, 1. Гос. изд. геолог. лит., Л.
Завадский К. М. 1954. О некоторых вопросах теории вида и видообразования. Вестн. Ленингр. гос. унив., 10, сер. биол., геогр. и геол., 4.
Зауер Л. М. 1951. Водоросли некоторых растительных сообществ Ленинградской области. Автореферат дисс., Л.
Келлер Б. М. 1948. Основы эволюции растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Козо-Полянский Б. М. 1948. О филогенетическом значении апомиксиса. Ботан. журн., 33, 1.
Козо-Полянский Б. М. 1953. Вопросы нового учения о виде. Ботан. журн., 38, 6.
Комаров В. Л. 1934. Предисловие к «Флоре СССР», т. 1. Изд. АН СССР, Л.
Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Купревич В. Ф. 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Курсанов Л. И. 1945. Понятие о виде у низших растений. Микробиология, 14, 4.
Лысенко Т. Д. 1952. Новое в науке о биологическом виде. Сельхозгиз, М.
Лысенко Т. Д. 1955. Выступление на Совещании по полезащитному лесоразведению. Лесн. хозяйство, 3.
Лысенко Т. Д. 1956. О биологическом виде и видообразовании. Агробиология, 4.
Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. Гос. изд. иностр. лит., М.
Мельникова В. В. 1953. О составе и распространении водорослей в некоторых почвах Вахшской и Гиссарской долин южного Таджикистана. Автореферат дисс., Л.
Муромцев С. Н. 1954. О видообразовании у микробов. Журн. общ. биологии, 15, 2.
Парамонов С. Я. 1940. Возможно ли построение единой биологической системы низших таксономических единиц. Сов. ботаника, 5—6.
Поляков И. М. 1947. Крупнейший вклад в дарвинизм. Сов. книга, 6.
Полянский В. И. 1936а. К вопросу о роли генетики в систематике растений. Сов. ботаника, 2.
Полянский В. И. 1936б. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 3.
Полянский В. И. 1942. О некоторых проблемах филогенетической систематики в свете дарвинизма. Журн. общ. биологии, 3, 1—2.
Полянский В. И. 1946. Проблема вида в биологии. Естествозн. в школе, 6.
Полянский В. И. 1947. Избранные главы дарвинизма. Изд. Военно-мед. акад., Л.
Полянский В. И. 1948а. О некоторых аспектах проблемы вида. Москв. гос. унив., Конфер. по пробл. дарвинизма, Тез. докладов.
Полянский В. И. 1948б. Экспериментальное исследование изменчивости Euglena gracilis Klebs в условиях культуры. Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. Герцена, 70.
Полянский В. И. 1954. О значении приспособительных признаков в систематике. Ботан. журн., 39, 5.
Полянский В. И. 1956а. О виде у низших водорослей. Изд. АН СССР, М.—Л.
Полянский В. И. 1956б. Монадная форма строения водорослей и некоторые вопросы их филогении. Ботан. журн., 41, 8.
Розанова М. А. 1930. Современные методы систематики растений. Тр. прикл. бот., ген. и селекции, Прилож. 41.
Розанова М. А. 1946. Экспериментальные основы систематики растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Синская Е. Н. 1931. К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. Тр. прикл. бот., ген. и селекции, 25, 2.
Синская Е. Н. 1942. Проблема вида в современной ботанической литературе. Усп. совр. биологии, 15, 3.

Синская Е. Н. 1948. Динамика вида. Сельхозгиз, М.—Л.
Сукачев В. Н. 1953а. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях. Ботан. журн., 38, 1.
Сукачев В. Н. 1953б. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Сообщ. Инст. леса, 1.
Сукачев В. Н. 1956. О внутривидовых отношениях в растительном мире. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, Отд. биол., 61, 2.
Тахтаджян А. Л. 1955. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений. Ботан. журн., 40, 6.
Тимирязев К. А. 1939а. Исторический метод в биологии. Соч., 6. Сельхозгиз, М.—Л.
Тимирязев К. А. 1939б. Чарлз Дарвин и его учение. Соч., 7. Сельхозгиз, М.—Л.
Толмачев А. И. 1953. О некоторых вопросах теории видообразования. Ботан. журн., 38, 4.
Топачевский А. В. 1953. К вопросу о возникновении и развитии полового процесса у водорослей. X Научн. сессия Киевск. гос. унив., Тез. докладов.
Топачевський О. В. 1954. До питання про виникнення і типи статевого процесу у водоростей. Київськ. держ. унів., Тр. Біол.-грунт. фак., 11.
Троицкая О. В. 1933. К морфологии и систематике протококковых водорослей. 1. Наблюдения над морфологической изменчивостью протококковых водорослей. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 1.
Успенский Е. Е. 1934. Превращение одних наследственных форм в другие и возникновение новых в роде Spirogyra. Микробиология, 3, 2, 4.
Хохлов С. С. 1946. Бесполосеменные растения. Исторические предпосылки и эволюционные перспективы. Уч. зап. Сарат. гос. унив., 16, 1.
Чернов С. А. 1941. Проблема вида. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, 6, 4.
Шмальгаузен И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. АН СССР, М.—Л.
Шмальгаузен И. И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. Журн. общ. биологии, 1, 4.
Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.
Шмальгаузен И. И. 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. 4-е изд. Изд. «Советская наука». М.
Ягужинский С. Н. 1935. Наблюдения над изменчивостью Scenedesmus Meyen. Докл. Акад. наук СССР, 4, 8—9.
Ягужинский С. Н. 1936. Наблюдения над изменчивостью остистых видов рода Scenedesmus Meyen. Зап. Болш. биолог. ст., 9.
Ягужинский С. Н. 1937а. Наблюдения над изменчивостью в клонах безостых видов рода Scenedesmus Meyen. Зап. Болш. биолог. ст., 10.
Ягужинский С. Н. 1937б. О структуре вида у протококковой водоросли Scenedesmus Meyen. Докл. Акад. наук СССР, 17, 5.

Bejerinck W. 1890. Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg., 48.
Berg Åke. 1944. Der Artbegriff und die pennaten Diatomeen. Bot. Notis., 3.
Bourrelly P. 1940. Sur. l'existence réelle de multiples espèces et variétés dans le genre Pediastrum Meyen. C. R. Acad. sci. Paris, 21, 26.
Chodat R. 1909. Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Genève.
Chodat R. 1913. Monographie d'algues en culture pure. Matér. flore Cryptogam. Suisse, 4, 2.
Chodat R. 1914a. La notion d'espèce et les méthodes de la botanique moderne. Rev. Univ. Bruxelles.
Chodat R. 1914b. La notion scientifique de l'espèce. Bull. Soc. bot. Genève, 2-me sér., 6.
Chodat R. 1926. Scenedesmus. Étude de génétique, de systématique expérimentale et d'hydrobiologie. Rev. hydrolog., 3, 3—4.
Chodat R. 1928. Les clones chez les algues inférieures. Verh. V. Intern. Kongr. Vererb. Wiss., 1927. Supplementband I d. Ztschr. ind. Abstam. Vererb.
Chodat R. 1929. La mutation généralisée et les mutations chez le Chlorella rubescens Chod. C. R. Soc. phys. hist. Nat. Genève, 46. 1.
Cuénot L. 1936. L'espèce. Encyclopedie scientifique. Bibl. biol. gén., Paris.
Czurda V. 1935. Über die variabilität von Chlamydomonas eugametos Moewus. Beih. Bot. Centrbl., 53, 1.

Demeter O. 1946. Über Modifikationen bei Cyanophyceen. Arch. Mikrobiol., 24, 2.
Dobzhansky Th. 1941. Genetics and the origin of species. 2 ed. N. Y.
Donat A. 1927. Über die geographische Verbreitung der Süsswasseralgen in Europa. Beitr. Syst. u. Pflanzengeogr. 4. Fedde Repert. Spec. Nov. Regni Vegetab. Beihefte, 46.
Donat A. 1927—1931. Verbreitung einiger Desmidiaceen. Die Pflanzenareale, 1. Reihe, H. 5; 2. Reihe, H. 3; 3. Reihe, H. 2.
Drew K. M. 1955. Life histories in the Algae with special reference to the Chlorophyta, Phaeophyta and Rhodophyta. Biol. Rev., 30, 4.
Ducellier F. 1915. Contribution à l'étude de polymorphisme et des monstruosités chez les Desmidiacées. Bull. Soc. Bot. Genève, 2 sér., 7.
Du Rietz E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. Sv. Bot. Tidskr., 24, 3.
Geitler L. 1932. Cyanophyceae (Blaualgen). Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich u. d. Schweiz.
Gerloff J. 1940. Beiträge zur Kenntnis der Variabilität und Systematik der Gattung Chlamydomonas. Arch. Protist., 94, 3.
Gessner F. und R. Kolbe. 1934. Ein Beitrag zur Kenntnis der Algenflora des unteren Amazonas. Ber. Deutsch. bot. Ges., 52.
Grönblad R. 1945. De Algis Brasiliensibus, praecipue Desmidiaceis, in regione inferiore fluminis Amazonas a professore August Ginzberger (Wien) anno MCMXXVII collectis. Acta Soc. Sci. Fenn., N. S., 2, 6.
Hansgirg A. 1885. Über den Polymorphysmus der Algen. Bot. Centrbl., 22.
Huxley L. 1945. Evolution. The Modern Synthesis. London.
Jaag O. 1953. Über die Variabilität einiger Cyanophyceen unter dem Einfluss der Umpweltbedingungen. Proc. Seventh Intern. Bot. Congr. Stockholm, 1950, Uppsala.
Kammerer G. 1938. Volvocales und Protococcales aus dem unteren Amazonasgebiet. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturv. Kl., Abt. I, 147, 1—10.
Knudson Benda M. 1953. The diatom genus Tabellaria. III. Probleme of infraspecific taxonomy and evolution in T. flocculosa. Ann. Bot., N. S. 17, 68.
Krieger W. 1932. Die Desmidiaceen der Deutschen limnologischen Sunda Expedition. Arch. Hydrobiol., Suppl.-Band XI «Tropische Binnengewässer, III».
Lefévre M. 1939. Recherches expérimentales sur le polymorphisme et la teratologie des Desmidiées. Encycl. biol., 19.
Lund J. 1947. Observations on soil algae. III. Species of Chlamydomonas Ehr. in relation to variability within the genus. New Phytol., 46, 2.
Mainx F. 1928. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen. Arch. Protist., 60, 2.
Moewus F. 1933. Untersuchungen über die Variabilität von Chlamydomonaden. Arch. Protist., 80, 1.
Nilsson Heribert. 1930. Synthetische Bastardirungsversuche in der Gattung Salix. Lunds Univ. Arssur., N. F., 2, 27, 4.
Ondraček K. 1937. Experimentalle Untersuchungen über die Variabilität einiger Desmidiaceen. Planta, 26.
Patrick Ruth. 1948. Factors effecting the distribution of Diatoms. Bot. Rev., 14, 8.
Plate L. 1913. Selektionsprinzip. 4. Aufl. Jena.
Printz A. 1927. Chlorophyceae. In: A. Engler u. K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Zweite Auflage, 3.
Robson G. C. 1928. The species problem. An introduction in the study of evolutionary divergence in natural populations. Edinburgh—London.
Small J. 1945. Quantitative Evolution. VII. The Diatoms. Proc. R. Soc. Edinburgh, Sect. B, 62, II, 17.
Small J. 1948a. Quantitative Evolution. XI. Speciation-rates in Diatoms. Proc. R. Irish Acad., 51, Sect. B, 17—21.
Small J. 1948б. Quantitative Evolution. XIII. Basic evolution. The meaning of the Diatom diagram. Proc. R. Irisch Acad., 51, Sect. B, 17—21.
Turesson G. 1931. Genecological units and their classificatory value. V. Intern. Bot. Congr. Report of Proc., Cambridge.
West G. S. 1916. Algae, I. In: Cambridge Bot. Handbooks. Cambridge.
Winge O. 1938. The genetic aspect of the species problem. Proc. Linn. Soc., 150, 4.
Zender A. 1953. Beitrag zur Kenntnis von Mikroklima und Algenvegetation des nackten Gesteins in den Tropen. Ber. Schweiz. bot. Ges., 63.

П. Н. ГОЛОВИН

ПОНЯТИЕ О ВИДЕ В МИКОЛОГИИ

ОСОБЕННОСТИ ГРИБОВ КАК СВОЕОБРАЗНОГО ТИПА РАСТЕНИЙ

Грибы по своему разнообразию, богатству форм и распространению занимают особое положение в растительном мире. Имеющиеся материалы показывают, что в тех странах и областях, где флора грибов изучена более или менее подробно, количество видов грибов не только не меньше количества видов высших растений, но, как правило, значительно выше.

Следует учесть, что то или иное растение является питающим субстратом для многих видов грибов и лишь в очень редких случаях на одном виде растения-хозяина встречается только один вид гриба. Как правило, на одном и том же растении могут развиваться одновременно или последовательно несколько видов; нередко число видов грибов на одном и том же растении достигает нескольких десятков. Это особенно заметно при оценке микофлоры многих культурных растений, которые, естественно, в этом отношении наиболее изучены. Только на цветковых растениях к настоящему времени описано более 100 000 видов грибов. Кроме того, необходимо иметь в виду значительный видовой состав грибов, развивающихся на низших растениях, на различных животных и на многих других субстратах, могущих являться источником питания для грибов. В настоящее время мы располагаем еще далеко не полными материалами относительно видового состава грибов, но уже те сведения, которые имеются, позволяют считать грибы наиболее крупной систематической группой в мире растений. Микология в этом отношении находится еще на первых ступенях своего развития, так как многочисленные органические субстраты, могущие содержать грибы, очень слабо исследованы (или совсем не исследованы) даже на наиболее изученных территориях; кроме того, имеются обширные пространства, о микофлоре которых сведения или совсем отсутствуют, или исключительно бедны и отрывочны.

О значительном разнообразии грибов можно судить по следующим показателям. В современной системе грибов обычно описываются три естественных класса и, кроме того, так называемая группа несовершенных грибов, равная по своему значению и положению прочим классам, в которой насчитывается более 30 000 видов.

В типе Fungi (грибы) различают больше 80 порядков и более 150 семейств.

Грибы играют весьма большую роль в природе и имеют колоссальное значение в народном хозяйстве. По этим причинам они давно привлекают к себе внимание не только со стороны познавательной, ввиду их исключительно богатой и разнообразной морфологии и физиологии, но и со стороны практической. Особенно широко изучаются грибы — возбуди-

тели болезней растений и животных, а также человека. В последние несколько десятилетий плодотворно изучаются и используются в промышленности многие полезные виды. Расширяются исследования по флоре грибов в ряде стран, увеличивается количество исследований по систематике грибов. Неудивительно, что, в связи с требованиями производства, все шире и вместе с тем разностороннее и глубже становятся микологические исследования, а результаты и достижения микологии, как науки, становятся достоянием широких масс.

В связи с проведением разнообразных исследований в микологии в последние годы особенно пополнились наши знания о видовом составе грибов; как в наших, так и особенно в многочисленных зарубежных изданиях описываются многие не только новые виды, но и многие роды и новые систематические единицы более высокого ранга. Эти факты, будучи в целом результатом развития науки, во многих случаях имеют и отрицательное значение, нередко усугубляя и без того трудное положение с синонимикой, которая как раз в микологии оказалась одной из сложнейших.

Вопрос о виде в разных систематических группах как растений, так и животных волнует умы ученых с тех пор, как это понятие возникло. От разработки этого вопроса нередко зависят в значительной мере не только те или иные теоретические построения и решение задач систематики, но и задач практического характера.

Виды живых существ не равноценны друг другу не только при сравнении таких групп, как растения и животные, но и в более узком кругу — в различных группах растений. Это вполне понятно, если учесть многообразные пути и направления эволюции в этих группах. Понятие «вид» и более или менее точное определение и характеристика его могут быть даны только при условии достаточно хорошего понимания путей видообразования, характера и направления эволюции той или иной группы. В противном случае могут быть более или менее удачные формулировки или схемы, соответственность которых природным явлениям остается все же недоказанной.

Для всей группы грибов в целом очень трудно установить общее и единое суждение о виде. Виды часто отличаются друг от друга по признакам принципиально разного характера. И это не удивительно, если принять во внимание, что грибы являются исключительно разнообразным типом, однородность которого может вызывать и вызывает сомнения у ряда достаточно опытных специалистов. Во всяком случае, независимо от того, будем ли мы судить о грибах как об однородной и единой группе или будем их рассматривать в качестве полифилетической группы, — нельзя не признать наличия в этом типе нескольких, и вместе с тем особых, путей и направлений эволюционного процесса.

Грибы, при наличии большого количества не только родов и семейств, но и порядков и классов в этом типе, отличаются от прочих живых организмов рядом своеобразных черт, присущих только им. В связи с этим некоторые исследователи определенно высказываются за то, что грибы значительно и по ряду признаков отличаются как от животных, так и от растений и составляют особую группу живых организмов, стоящую ближе к растениям, чем к животным (Мережковский, 1909; Вага, 1952; Martin, 1955, и др.). Взгляды этих авторов довольно различны, поскольку одни из них в группу грибов включают, кроме настоящих грибов, лишайники, бактерии, актиномицеты, миксомицеты и некоторые водоросли, другие обособляют грибы как таковые в узком понимании. Своеобразие грибов

заключается как в их строении и способах размножения, так и в их физиологических особенностях. Не вдаваясь здесь в рассмотрение подробностей, отметим, что признаками, отличающими грибы от прочих живых организмов, в частности от других растений, считаются следующие: размножение, как бесполое, так и половое — при помощи спор, наличие нитчатого строения вегетативных органов (грибница, или мицелий) и отсутствие хлорофилла, что определяет их гетеротрофный способ питания либо в качестве сапрофитов, либо в качестве паразитов.

Размножение с помощью спор присуще очень многим организмам, особенно растительным. По существу все растения способны производить споры, и бесспоровых растений, собственно говоря, нет. Следовательно, этот признак, взятый в отдельности, не может достаточно полно характеризовать грибы и отличать их от других групп растений. Нитчатое строение вегетативного тела в известной мере своеобразно у грибов, однако сходное строение имеют многие другие растительные организмы, в частности водоросли и актиномицеты, занимающие промежуточное положение между настоящими грибами и бактериями. Что касается гетеротрофного способа питания, то его можно найти у бактерий, актиномицетов и некоторых других растений, в частности у некоторых водорослей и даже у высших растений. Корневая система последних осуществляет такой же способ питания, приближаясь в этом отношении к грибам, не говоря уже о паразитном способе питания, достаточно характерном для ряда видов из числа высших растений.

Таким образом, ни один из перечисленных признаков, взятый в отдельности, не может считаться достаточным для отличия грибов от других растений и только совокупность признаков дает достаточные материалы для их характеристики как особой систематической группы.

Это вполне естественно, поскольку в систематике для правильного решения задачи надлежащие гарантии дает только использование комплекса признаков.

Одновременно следует сказать, что различные способы питания — автотрофное и гетеротрофное, лежащие в основе эволюции двух различных в этом отношении групп растений — автотрофов и гетеротрофов, определили направления их эволюции, что естественно должно учитываться при оценке понятия «вид» как этапа эволюции автотрофов и особенно гетеротрофов. Автотрофные растения, способные к фотосинтезу, использующие для построения органического вещества углекислоту воздуха, в значительно меньшей степени зависят от субстрата, нежели гетеротрофные растения. Последние, получая углеродистое питание только из органических соединений, естественно находятся в полной зависимости от субстрата, являющегося для них источником этого питания. Любой организм из группы грибов развивается только при одном обязательном условии — наличии того органического субстрата, вещества которого этот организм в состоянии переработать и усвоить. Следовательно, развитие в тех или иных природных условиях каких-либо видов гетеротрофных растений прежде всего и обязательно зависит от наличия определенных субстратов, которые могут быть использованы этими видами в качестве источников питания. Отсутствие таких субстратов является причиной отсутствия видов, приспособленных к их использованию.

Гетеротрофный способ питания определил и направление эволюции грибов. По существу эволюция грибов теснейшим образом связана с суб-

стратами и протекала во всех без исключения случаях на определенных субстратах. Эти взаимоотношения грибов с субстратами наблюдаются не только при паразитном питании, что особенно наглядно выражено в природе, но и при сапрофитном. Да иное, естественно, было бы непонятным, поскольку первичным питанием является питание сапрофитное и взаимоотношение организмов при переходе одного из них на паразитный способ питания осуществлялось непременно на определенном источнике питания. Последовательные приспособления того или иного вида гриба к паразитизму осуществлялись в филогенезе путем развития взаимоотношений гриба с определенным субстратом, чаще с определенным видом растения.

Неудивительно поэтому, что в естественных условиях мы наблюдаем значительное разнообразие во взаимоотношениях грибов и их источников питания — от типичного сапрофитного, которое осуществляется за счет органического вещества в виде остатков растений или животных, не только мертвых, но и уже утративших тканевую или даже клеточную структуру, до высокоспециализированного питания. Последнее осуществляется на строго определенных видах растений исключительно за счет содержимого живых клеток строго определенных тканей, причем для питания используются строго определенные вещества. Незначительные изменения обмена веществ в этих клетках, изменение их химизма, связанные часто с индивидуальной изменчивостью организма или с изменением внешних условий окружающей среды, определяют невозможность освоения грибом новых условий, что влечет за собой его гибель.

Непосредственная и исключительная по тонким взаимоотношениям связь гриба с живым субстратом хорошо известна для очень многих паразитных видов. В большинстве случаев эта связь для определенного вида гриба ограничивается теми или иными высшими растениями, обычно принадлежащими к одному роду или, в других случаях, только к нескольким видам этого рода, или же, наконец, к одному определенному виду.

В настоящее время микологи и фитопатологи под давлением достаточно многочисленных и вполне убедительных фактов отказались уже от господствовавшей ранее точки зрения, что вид у грибов, особенно у ведущих паразитный образ жизни, будучи однородным по морфологическим признакам, так же однороден и в отношении функциональных, физиологических, признаков. И чем больше в этом отношении ведутся исследования по другим, не подвергавшимся ранее изучению видам, тем больше накапливается материалов, подтверждающих сложный состав видов, отдельные единицы которого оказываются биологически различными.

У подавляющего большинства паразитных видов и у очень многих видов, характеризующихся сапрофитным способом питания, по мере совершенствования техники исследований и расширения круга исследуемых объектов, было обнаружено (аналогично высшим растениям), что крупные виды (линнеоны) оказались сложными, распадающимися на более мелкие виды-жордановы: формы, специализированные формы, или биологические виды, и местные (географические, экологические) и специализированные расы.

Следует, однако, оговориться, что иногда эта точка зрения принимается в качестве более или менее доказанной для случаев, подтвержденных соответствующим экспериментальным материалом. В тех же случаях, когда такого материала нет, его рекомендуется добыть для всех без исключения видов.

Кроме того, когда речь идет о типичных паразитах, таких, как пероноспоровые, ржавчинные и некоторые другие грибы, соглашаются с точкой зрения о сложности вида и неравноценности в биологическом отношении составляющих вид компонентов; в то же время полностью или частично отрицают приуроченность к определенным субстратам видов или других, более мелких систематических единиц грибов, характеризующихся сапрофитным способом питания. Исключения иногда допускаются для патогенных видов — возбудителей болезней растений или животных, которые, к сожалению, до сих пор еще часто называют почему-то паразитами (с добавлениями «факультативные» и т. п.), хотя они явно характеризуются сапрофитным способом питания и способны существовать в качестве сапрофитов на мертвых частях растений.

Получившая широкое применение техника микроманипулирования и разработка методов выращивания моноспоровых культур грибов обеспечили большие возможности для изучения мелких систематических различий грибов, входящих в состав вида и представляющих собой, при достаточно точных разделениях, генетически чистые изоляты, являющиеся клонами. В ряде случаев они оказались тем, что мы называем штаммами, расами, или биотипами и формами вида. Эти штаммы, клоны, расы в той или иной степени отличаются друг от друга прежде всего и наиболее четко физиологическими особенностями. В ряде случаев улавливаются у них различия биологического характера (цикл развития) и различия в морфологических признаках. Такие расы обнаружены не только у ряда видов ржавчинных грибов, где они более или менее хорошо изучены, но также у ряда видов головневых грибов, у возбудителя спорыньи ржи (*Claviceps purpurea*), у *Verticillium albo-atrum*, у *Pythium de Baryanum*, у *Fusarium vasinfectum*, *Helminthosporium gramineum*, *Fusicladium dendriticum*, *Botrytis cinerea* и у очень многих других видов.

У многих из таких сложных видов обнаружены значительные различия в характере роста мицелия, интенсивности спороношений, в размерах спор и других органов и в прочих признаках. Различные штаммы отличались друг от друга главным образом физиологически, по-разному развиваясь на разного состава питательных средах, с чем несомненно связаны и их особенности как возбудителей заболеваний. Кроме того, они отличались и степенью вирулентности, и отношением к различным растениям-хозяевам, т. е. их специализацией. Даже такие банальные сапрофиты, как виды *Penicillium*, *Aspergillus* и ряд других, которые принято считать почти безразлично относящимися к источникам питания, при более подробном их изучении оказались более или менее строго приуроченными к определенным субстратам и так же, как другие грибы, специализированными (Романкова, 1956).

Во всяком случае в настоящее время на основании значительного количества накопленного экспериментального материала не только по паразитным видам, но и по многим сапрофитам можно уверенно говорить о том, что подавляющее большинство видов у грибов в целом является сложными систематическими единицами, представленными большим разнообразием более мелких подразделений, подчиненных виду и отличающихся друг от друга относительно мелкими признаками, прежде всего физиологического характера. Функциональные различия таких мелких единиц естественно определяют и их морфологические отличия, которые улавливаются только при достаточно подробных и тщательных исследованиях.

Физиологические особенности грибов несомненно лежат в основе их естественной изменчивости, что связано с особенностями их питания как гетеротрофных организмов.

Таким образом, говоря о необходимости использования комплекса признаков для полной характеристики грибов как особого типа растений, следует иметь в виду, что ценность отдельных признаков, в совокупности определяющих тип, достаточно различна. Одни признаки несомненно являются основными, ведущими, другие — второстепенными, дополнительными.

Для грибов, в основе эволюции которых лежат функциональные (физиологические) особенности и свойства, признаки этого характера являются основными, от изменения которых зависят изменения других признаков, в том числе и признаков морфологических.

Можно с достаточной уверенностью говорить о том, что в подавляющем большинстве случаев трудно или даже невозможно доказать, что признаки, которые мы используем в систематике для разграничения видов, в действительности лежат в основе видообразования и вполне характеризуют вид и что на основе расхождения именно этих качеств и свойств осуществлялись в природе дивергенция и становление видов. Значительно легче доказать обратное, что те или иные признаки, будучи в известной мере консервативными, именно по этой причине и используются как признаки систематические. Если признаки родовые и более крупных таксонов во многих случаях отражают филогенетические взаимоотношения этих систематических групп, то этого нельзя сказать относительно признаков, которые нередко используются для характеристики вида. Если на основании тех или иных признаков мы можем с известной достоверностью строить филогенетические схемы внутри классов, внутри порядков и внутри семейств, то построить такие же филогенетические схемы для видов внутри рода не удается. Мы можем говорить в связи с этим, что виды в пределах рода должны отличаться друг от друга необязательно по признакам одного характера, а по разным признакам и характеристика вида как такового всегда и во всех случаях должна быть комплексной и разносторонней. Между тем это делается далеко не во всех случаях. Можно было бы привести множество примеров из разных систематических групп и особенно из тех, где систематические разграничения строятся преимущественно на морфологических особенностях, когда признаки видов оказываются в значительной мере условными, часто эфемерными, субъективно воспринимаемыми, реальность или значимость которых для характеристики видов может вызывать серьезные сомнения. Таковы, например, признаки запаха, вкуса плодовых тел некоторых *Agaricales*, окраски, характера поверхности шляпки, ножки и некоторые другие признаки, часто не постоянные, зависящие от условий освещения, температуры и даже иногда от субъективного восприятия их тем или иным исследователем. Несомненно, определение вида достоверно и обоснованно может быть дано только на основе достаточного понимания направлений изменчивости комплекса признаков, характеризующих вид, на основании понимания существа того этапа эволюции, который этот вид представляет. Всякие другие определения на современном уровне развития науки, когда мы используем только доступные и так или иначе улавливаемые признаки, не определяя их существа и значения, отражают только этапы развития науки.

Эволюционное развитие грибов стоит в непосредственной связи с источниками питания и с определенными питающими субстратами, что

и составляет сущность этих растительных организмов, представляющих собой в общей совокупности своеобразный тип растительного мира.

НЕРАВНОЦЕННОСТЬ ВИДОВ ГРИБОВ

Относительно типа грибов мы принимаем положение о едином по происхождению цельном типе, отвергая, таким образом, существующие точки зрения о полифилетичности этой группы. Вместе с тем необходимо сказать, что в микологии во многих случаях понимание вида различно и сами виды грибов не менее различны и неравноценны, чем в других систематических группах.

Неравноценность понятия «вид» в микологии, как и в других областях ботаники, объясняется нередко теми расхождениями во взглядах специалистов, которые обусловлены разными методами и объектами исследований, а также направлениями, в которых авторы работают. Эти субъективные взгляды, тем не менее, не могут быть отвергнуты или признаны не имеющими существенного значения.

Различия в оценке видов могут определяться и более объективными фактами и явлениями. В частности, важное значение в такой оценке видов у грибов имеет признак паразитизма, характеризующий одно из направлений эволюции в этой группе. Как ни странно, но среди фитопатологов признак специализации, приуроченности видов или более мелких, подчиненных виду, систематических категорий к определенному источнику питания часто признается не только важным, но даже первостепенным, главнейшим признаком для характеристики вида, ведущего паразитный образ жизни. Но значение этого признака отрицается или сводится к подчиненности или второстепенности, когда обсуждаются признаки сапрофитных организмов. При этом упускается из виду, с одной стороны, тот факт, что и паразитизм и сапрофитизм представляют собой разновидности гетеротрофного питания, без резкой границы между ними. Кроме того, забывается, что нередко два близких вида, принадлежащих к смежным родам, а иногда к одному роду, могут характеризоваться разными способами питания. Мало этого, нередко в пределах одного вида разные формы (расы, штаммы) различны по образу жизни — одни из них способны в той или иной мере к паразитизму, у других эта способность или полностью отсутствует, или выражена слабее.

Во всяком случае при наличии двух направлений в эволюции питания грибов нет оснований говорить о двух обособленных путях эволюции грибов в целом и утверждать, что паразитные виды в своей основе и сущности и, следовательно, в характеристике отличны от видов сапрофитных. У так называемых факультативных паразитов способ питания (либо паразитный, либо сапрофитный) нередко зависит не только от наследственных свойств гриба, но в значительной мере и от реакции питающего растения, и от условий внешней среды, при которых взаимоотношения этих организмов осуществляются. Известны многочисленные виды грибов, которые в разных стадиях развития имеют и разные способы питания. Совершенно невозможно поэтому согласиться с некоторыми попытками принципиального разграничения в понимании вида у паразитных и сапрофитных грибов. Это довольно широко имело место в прежние годы, когда мы не располагали достаточным материалом по узкой или широкой специализации в группе сапрофитов. В настоящее время, когда накоплен обширный материал, подтверждающий сложность вида у всех почти или во всяком случае у очень многих, исследованных в этом отношении, ти-

личных сапрофитов или патогенных видов грибов, и доказаны различия в особенностях питания, следовательно в специализации подчиненных виду мелких различий, такая точка зрения и такое суждение стали уже анахронизмом.

Достаточно указать на некоторые примеры, весьма характерные в этом отношении.

Ozonium omnivorum Shear (*Phymatotrichum omnivorum* Dugg. и *Hydnum omnivorum* Shear) способен развиваться на огромном количестве видов питающих растений (более 1700), принадлежащих к голосеменным или покрытосеменным (в частности, двудольным). Специализация этого вида гриба в пределах покрытосеменных резко ограничивается двудольными растениями; из числа же однодольных ни на одном виде гриб не способен развиваться.

К этому виду по тому же признаку — ограниченной и в то же время широкой специализации — близок *Verticillium albo-atrum* R. er Bert. (*Verticillium dahliae* Kleb.), для которого известно в качестве питающих растений около 200 видов, принадлежащих более чем к 70 родам и 35 семействам. Однако и в этом случае однодольные растения (злаки, осоки, лилейные) оказались недоступными для использования в качестве источника питания.

Относительно *Verticillium albo-atrum* R. et Bert. в настоящее время мы располагаем несколько более точными материалами, позволяющими судить о наличии некоторых внутривидовых категорий, характеризующихся различной вирулентностью и способностью развиваться на более узком круге питающих растений. Так, в частности, по хлопчатнику мы имеем достоверные данные, говорящие о том, что одни формы (штаммы) гриба способны развиваться на всех или почти всех видах и сортах хлопчатника, в то время как другие формы (штаммы) не способны использовать некоторые сорта и виды хлопчатника в качестве источника питания. Вместе с тем наличие у *Verticillium albo-atrum* R. et Bert. отличающихся друг от друга штаммов (форм) определяется и по морфологическим признакам.

Такими же материалами мы располагаем относительно многих патогенных для растений видов грибов: *Pythium de Baryanum* Hesse, *Rhizoctonia solani* Kühn (*Corticium vagum* Berk. et Curt.), *Sclerotinia Libertiana* Fuck., *Fusarium vasinfectum* Atk. и мн. др.

Не может возникнуть никаких сомнений в том, что сапрофитный способ питания по сравнению с паразитным является первичным и более примитивным. Паразитизм у грибов возник в процессе постепенных усложнений во взаимодействиях гриба и питающего его субстрата, в сложной обстановке одновременного взаимодействия гриба и других микроорганизмов, в том числе и грибов, поселяющихся на том же самом субстрате.

Паразитное питание, несомненно, более специализировано и в эволюционном отношении стоит выше сапрофитного. Вместе с тем мы не можем утверждать, что в пределах типа грибов и, более того, в пределах классов и других систематических категорий те или иные систематические группы грибов, характеризующиеся облигатным паразитизмом, стоят эволюционно выше других групп, ведущих сапрофитный образ жизни. Нет никаких оснований утверждать, что приспособления к паразитизму являются основными в эволюционном пути грибов и что грибы в целом эволюционируют в этом направлении. Такое утверждение явно не соответствовало бы действительности и ни в какой степени не отражало бы естественного положения.

Основной путь эволюции грибов характеризуется сапрофитным способом их питания. Паразитизм возникал в эволюционно разных группах и в разное время, причем мы можем найти высокоспециализированные виды или более крупные систематические единицы с длительным направлением эволюции по пути паразитизма как в очень древних группах, так и в относительно более молодых. Точно так же менее специализированные формы паразитизма могут быть обнаружены как в древних, так и в молодых группах грибов.

Паразитизм, несомненно, во всех случаях представляет собой боковые ветви основного пути эволюции грибов. При этом такие боковые ответвления неизбежно и закономерно не имеют продолжения; в разных систематических группах они возникли самостоятельно, не будучи ни в какой степени общей эволюционной линией.

Совершенствование при сапрофитном питании является общим эволюционным путем для всего типа грибов. При этом совершенно несомненным следует признать наличие потенциальных возможностей паразитного питания, существующих у грибов, в их своеобразных функциональных особенностях в связи с гетеротрофным питанием.

Все эти факты и обобщения их позволяют утверждать, что для грибов как гетеротрофных организмов питающий субстрат, в частности растения-хозяева (имея в виду и паразитный и сапрофитный способы питания), является не только основой и необходимостью их существования, но вместе с тем и основным фактором формообразования и видообразования. Эволюцию грибов невозможно представить в отрыве от функциональных их особенностей, следовательно, в отрыве от питающего субстрата. И именно поэтому мы говорим о том, что эволюция любого грибного организма совершается на определенном субстрате и с обязательным и значительным влиянием этого субстрата на ход и результаты эволюции.

Микологи совершенно обязательно рассматривают эволюцию грибов, по крайней мере паразитных, в связи с эволюцией высших растений — их хозяев. При этом всегда имеется в виду, что эволюционировали грибы при более или менее длительном и постоянном их приспособлении к растению — своему хозяину — источнику питания, вместе с тем являющемуся защитой для гриба от воздействия разнообразных конкурентов и антагонистов и условий неорганической среды.

Вместе с тем любой живой организм, в том числе и растения, постоянно находится в более или менее тесном контакте с различными микроорганизмами, в частности с многочисленными грибами. Эволюция растений неизменно протекала в таком контакте и в окружении микроорганизмов. При этом на длительном и широком эволюционном пути разных по многим свойствам организмов их взаимоотношения в ряде случаев приобретали определенную конкретность, поскольку гетеротрофные организмы, естественно, постоянно приспосабливались к использованию тех питательных веществ, которые содержали растения и животные. Приспособления эти осуществлялись в различных формах: с одной стороны, при использовании отмерших частей растений, т. е. в форме сапрофитного питания, с другой — при использовании для питания содержимого живых клеток, т. е. в форме паразитного питания.

Одновременно с этим нет и не может быть сомнений в том, что при взаимоотношениях двух живых организмов, в частности высшего растения и гриба, процесс приспособления не является односторонним, касающимся только гриба. Совершенно невозможно говорить о том, что в этом

процессе только гриб является изменчивым, приспосабливающимся к жизни на растении. Невозможно представить себе отсутствие реакции со стороны растения-хозяина, на котором гриб, развиваясь, так или иначе воздействует на растение. Растение-хозяин не может не участвовать в этом процессе и оставаться неизменяющимся под воздействием гриба, не может не приспосабливаться к грибу в свою очередь, не может не развивать защитных реакций при соответствующем процессе отбора и т. д.

Таким образом, эволюцию высших растений невозможно рассматривать в отрыве от эволюции грибов. Более того, можно с достаточным основанием утверждать, что направления этой эволюции в значительной мере определялись взаимоотношениями высших растений и грибов и что не только грибы-паразиты оказали влияние на ход этой эволюции, но и грибы-сапрофиты. В частности, корневое питание высших растений, как это с достоверностью можно утверждать во многих случаях, сформировалось в процессе эволюции при участии и в зависимости от жизнедеятельности грибов.

Более того, можно предполагать, что происхождение многоклеточных организмов с последующей дифференциацией в их строении, формирование тканей и прочих особенностей растений осуществлялись в связи с приобретением организмами защитных функций в борьбе с антагонистами и паразитами, преимущественно с грибами.

Мы не предполагаем отрицать значения всех других условий, определивших эволюцию высших растений, точно так же как не предполагаем утверждать, что эволюция грибов проходила только в зависимости от их приспособлений к субстрату. Мы хотим только подчеркнуть, что на этот исключительно важный фактор эволюции — взаимоотношения и взаимоприспособления грибов и их хозяев — до сих пор обращалось исключительно малое внимание, особенно специалистами по высшим растениям.

Несомненно, что реакция грибов на питающие растения и обратно — питающих растений на грибы — различна. Развитие гриба направлено в сторону совершенствования приспособлений для проникновения в ткани растения-хозяина и получения из них необходимого питания. У высших растений все изменения, связанные с взаимоотношениями их и грибов, направлены главным образом на развитие защитных реакций от инфекции.

В связи с такими особенностями высших растений и грибов у последних мы постоянно наблюдаем совершенствование функциональной активности при медленных, почти незаметных изменениях в их морфологическом облике. В то же время автотрофные растения эволюционировали в направлении освобождения от зависимости от многочисленных неблагоприятных факторов внешней среды, в том числе от паразитов и других болезнетворных организмов, что естественно влекло за собой, помимо функциональных изменений, обязательно и изменения морфологические.

В систематике высших и низших автотрофных растений для определения вида до последнего времени используются исключительно морфологические признаки и только иногда, чаще для разграничения подчиненных виду категорий, во внимание принимаются физиологические особенности организмов. Однако и в этих случаях при обнаружении известных физиологических отклонений у организмов удается выявить достаточно стойкие различия и в их морфологических особенностях.

Вполне естественно, что в микологической систематике неизбежно и в подавляющем большинстве случаев (при относительно небольших исключениях) при определении вида и, тем более, при определении подчи-

ненных ему подразделений, на первое место ставится источник питания: тот или иной субстрат, в частности высшие растения. Микологи, как правило, не могут рассматривать грибы изолированно от субстрата, правильно утверждая о наличии здесь неразрывных связей.

Поэтому вполне понятно и закономерно, когда те или иные филогенетические построения по высшим растениям исправлялись микологами на основании данных по эволюции грибов и по взаимоотношению грибов и питающих растений.

Как сказано ранее, связи грибов с их субстратами имеют место не только при паразитном развитии грибов и наличии тех или иных взаимоотношений грибов и живых питающих растений или животных, но также при использовании грибами в качестве источников питания мертвых остатков растений и, реже, животных.

Кроме того, при оценке характера складывающихся взаимоотношений между грибами и питающими субстратами, а также при оценке роли грибов при этом, совершенно невозможно рассматривать как форму взаимоотношений, так и поведение компонентов в отрыве от окружающих условий. Самый характер этих отношений и те направления, в которых они формировались, зависели не только от свойств компонентов — гриба и питающего субстрата, но и от условий окружающей среды. Большую роль в этом играли другие микроорганизмы, в том числе другие грибы и прочие гетеротрофные организмы.

Совершенно очевидно, что возможность использовать тот или иной растительный субстрат в качестве источника питания связана с обязательным наличием у гриба определенных свойств. В первую очередь гриб должен обладать способностью разрушать клеточные стенки растения-хозяина и проникать внутрь клеток. Однако этого мало. Гриб должен обладать способностью заселять субстрат и ассимилировать имеющиеся здесь питательные вещества. Гриб должен, чтобы не погибнуть, противодействовать и преодолевать реакции живого тела хозяина или реакции, создающиеся при воздействии самого гриба на содержимое клеток в тканях субстрата или в мертвом органическом веществе. Гриб должен обладать способностью к конкуренции с многими другими микроорганизмами, в той или иной степени способными освоить в качестве источника питания тот же субстрат, поскольку и живые растения, и мертвые ткани, и органические вещества находятся в постоянном окружении микроорганизмов.

Относительно некоторых, преимущественно облигатных, паразитов имеются сведения, позволяющие с известной достоверностью судить как о взаимоотношениях гриба и питающего растения, так и о некоторых частных моментах этих взаимоотношений. Иными словами, гриб должен иметь определенные ферментативные свойства, обладать в той или иной мере избирательным хемотропизмом, силой роста и другими особенностями. Однако, основываясь на многочисленных фактах, мы имеем возможность утверждать, что этими качествами обладает большинство грибов и что не одни эти качества определяют способность того или иного вида гриба использовать в качестве источника питания соответствующий субстрат.

Возможность проникновения в ткани растения еще не определяет возможности питания их содержимым. И в этом отношении специализированные относительно определенного субстрата грибы мало отличаются от многих других видов с иной естественной специализацией. Более того, сапрофитные формы, в естественных условиях не способные раз-

виваться на живых тканях растений, по этому признаку мало чем отличаются от паразитных или патогенных организмов. По этому вопросу мы располагаем множеством экспериментальных данных, подтверждающих, что в искусственно созданных условиях в мертвые или даже в живые ткани растения можно ввести грибы, которые в естественных условиях на этих растениях не развиваются. В ряде случаев на основании таких недостаточно обдуманных и методически ошибочно поставленных экспериментов судят о специализации организмов, что, как правило, приводит к далеким от истины выводам, не соответствующим естественному положению дела. Подобные ошибки связаны с тем, что некоторые паразитные виды грибов и другие патогенные, в естественных условиях специализированные, грибы относительно легко могут культивироваться на разных питательных средах, в том числе и на естественных, в виде мертвых частей тех или иных растений, особенно подвергнувшихся стерилизации. На таких средах они успешно развиваются, что не зависит от их узкой или широкой специализации и приуроченности в природных условиях к тем или иным субстратам. Такие эксперименты, будучи неверно поставлены методически, приводят к неправильным выводам, искажающим суждение о виде. Одна из основных, главнейших для грибов особенностей, именно способность определенных видов использовать в качестве источника питания определенные субстраты, при таком положении дела из характеристики вида исключается. При этом виды, обладающие избирательной способностью относительно субстрата в природных условиях, расцениваются как многоядные или даже неразборчивые в отношении источника питания организмы. Такая точка зрения не может быть обоснована не только для паразитных или патогенных для растений видов, но и относительно типичных сапрофитных видов, так как эти группы нельзя отрывать друг от друга. Паразитический образ жизни может рассматриваться как более специализированный сравнительно с сапрофитным только в эволюционном отношении и отнюдь не с точки зрения функциональных свойств и приуроченности этих групп грибов к своим источникам питания.

Попытки разделения грибов по способу питания на сапрофитов, паразитов и хищников в значительной мере оправдываются только характером взаимоотношений грибов и питающего субстрата. Что касается симбиоза грибов с другими организмами, когда оба сожительствующих компонента оказываются полезными друг другу, то такого характера явление ничего нового в отношении способов получения грибом питания не имеет. И в этих случаях гриб питается либо как более или менее типичный паразит, либо как сапрофит.

Грибы, участвующие в симбиозе, могут находиться в паразитических отношениях с своим компонентом, как например микоризные грибы с высшими растениями. При этом растение при интенсивном развитии защитных реакций подавляет развитие гриба, убивает его и использует имеющиеся в нем питательные вещества. В других случаях мы сталкиваемся с обратным явлением, когда микоризный гриб оказывается более сильным и, преодолевая защитные барьеры растения-хозяина, разрушает клетки и ткани растений.

Состояние микоризы наблюдается только при известном равновесии сил и деятельности обоих компонентов, однако это равновесие постоянно склоняется либо в ту, либо в другую сторону. Одновременно в разных клетках корня мы можем наблюдать различное состояние взаимоотношений гриба и растения-хозяина.

Если можно достаточно уверенно утверждать, что для некоторых растений-хозяев (отдельные орхидные) микоризный гриб в качестве симбионта является обязательным, то относительно большинства других растений такой уверенности нет. Что касается грибов, участвующих в образовании микоризы, то, видимо, все они одновременно живут и в почве, простираясь довольно широко за пределы корневой системы растений. Основное питание они берут в перегнойной почве, являясь, таким образом, типичными сапрофитами. Проникновение их в ткани корня несомненно связано с потребностями в дополнительном питании, которое они получают в клетках растений преимущественно в виде углеводов и, вероятно, ростовых веществ. В состоянии равновесия, нужно думать, прижизненный обмен между клеткой растения-хозяина и грибом этим и ограничивается. Азотистое питание при этом гриб не получает, довольствуясь тем азотом, который находится в почве вне корней растения.

Начало проникновения гиф сапрофитного гриба в ткани корня и последующее развитие грибницы объясняются сочетанием условий, в которых развиваются как корни растения, так и грибница. Обильное развитие грибницы вблизи разветвления корней и в непосредственном соприкосновении с корневой системой, вероятно, связано со слабыми защитными реакциями гриба против антагонистической микрофлоры, в огромном количестве заселяющей гниющие растительные остатки. Неудивительно в связи с этим, что грибницу многих микоризных грибов мы обнаруживаем не в подстилке, а значительно глубже, уже в перегнойном слое почвы.

Химизм корневой системы растений служит мощной защитой для грибницы, поскольку в ризосферу проникают только немногие организмы из огромного их числа, составляющие почвенный биокомплекс.

Таким образом, начальные взаимоотношения грибницы и корневой системы возникают в своеобразной ризосфере растения. Естественно, что возможности здесь для развития гриба определяются как свойствами самого гриба, способного противостоять той обстановке, которая обусловлена деятельностью корней растения, так и свойствами отдельных видов и комплекса микроорганизмов, составляющих ризосферу.

Вместе с тем в непосредственной близости к корням гриб не может получить достаточного питания, которое интенсивно используется корнями из почвы. Однако в тканях корня эти питательные вещества находятся в непосредственной близости к грибу и так или иначе хемотропически воздействуют на грибницу, обусловливая ее проникновение в клетки тканей, конечно при наличии у гриба потенциальных возможностей для этого.

Устанавливающиеся затем взаимоотношения живой клетки и грибницы определялись особенностями каждой из них и сложились в процессе эволюции в то, что мы в настоящее время называем микоризой, или симбиозом между корнями растений и грибами.

В таком понимании взаимоотношений гриба-микоризообразователя и корней растения-хозяина их можно расценить только как начальный этап приспособления грибов к паразитизму, когда гриб не только сохраняет еще способности к сапрофитному питанию, но в основном является сапрофитным организмом. При паразитном питании внутри клеток корня он получает только дополнительные питательные вещества. Во всяком случае, учитывая изложенные выше сведения, совершенно невозможно согласиться с точкой зрения некоторых авторов, рассматривающих сим-

биоз гриба с корнями растений как дальнейший этап и совершенствование паразитизма у грибов.

В известной мере своеобразным является и так называемое хищничество, наблюдающееся у некоторых грибов. Хищные грибы, как известно, имеют интересные и целесообразные приспособления для улавливания амеб, нематод, в отдельных случаях личинок насекомых и других животных. Приспособления эти, нередко активно действующие, как правило, возникают в присутствии соответствующих животных или продуктов их метаболизма. Некоторые авторы, изучающие хищные грибы, рассматривают хищничество как дальнейший этап паразитизма или как уклонение в этом эволюционном направлении. Между тем хищничество, вне всякого сомнения, есть способность определенного гриба получать своеобразным путем только дополнительное питание, причем при обязательном условии — наличии в окружающей среде этого источника питания. Основное же питание гриба, способного к хищничеству, осуществляется сапрофитно не только в отсутствие источника дополнительного питания, но и в присутствии его и при его использовании. Само питание хищных грибов очень далеко отстоит по своему характеру от паразитизма, поскольку хищные грибы даже при дополнительном питании питаются только мертвыми, предварительно убитыми грибом животными. Здесь полностью отсутствуют какие-либо приспособления, обеспечивающие паразитный способ питания, т. е. прижизненный обмен веществ между живой клеткой хозяина и грибом.

Гетеротрофный способ питания, по самой своей сущности являющийся разнообразным, обусловил и разные пути эволюций организмов-гетеротрофов, в частности грибов. Основное направление в этой последней группе, как уже сказано, характеризуется совершенствованием организмов при их сапрофитном питании; уклонениями от этого основного эволюционного пути являются путь паразитизма и, кроме того, своеобразный, пока еще относительно слабо изученный, путь хищничества. Два последних неразрывно связаны с основным путем, являясь только некоторым его изменением, с некоторыми специальными приспособительными особенностями. Важно подчеркнуть, что во всех случаях, не только на пути приспособления к паразитизму, но и на основном эволюционном пути грибов — сапрофитном питании — мы постоянно наблюдаем ясно выраженную способность грибов использовать в качестве источника питания более или менее определенные субстраты. Приуроченность к этим определенным источникам питания, иначе говоря специализация грибов относительно субстратов, и является наиболее характерной их чертой, свойством, присущим всем без исключения представителям этой группы растений.

Мы не предполагаем говорить, как это делается иногда, о каких-либо исключениях, поскольку этих исключений нет и не может быть. И если иногда можно при горячем желании привести отдельные примеры так называемой полифагии, то при ближайшем рассмотрении явление многоядности того или иного вида окажется относительным, не выходящим за пределы естественной изменчивости живых организмов. Во многих случаях мы склонны считать многоядность, или неразборчивость в питании, просто-напросто кажущимся явлением, легко объяснимым недостатком наших знаний или, иногда, некоторой тенденциозностью отдельных специалистов.

Специализацию грибов относительно источников питания мы не склонны рассматривать как явление абсолютное. Как и всякое другое

жизненное явление, специализация изменчива и колеблется в разных пределах не только в целом у грибов, имея в виду разных представителей типа, но и у отдельных их видов, в зависимости от их наследственных особенностей и условий окружающей среды. Не будет ни в какой степени преувеличением сказать, что постоянное и закономерное сужение круга питающих субстратов является основным эволюционным направлением грибов. Это уверенно можно утверждать не только относительно грибов, эволюционирующих в направлении паразитизма, но и относительно грибов-сапрофитов. Любая иная точка зрения (а такие мнения, к сожалению, еще приходится иногда встречать) является плодом известного недоразумения и может быть объяснена отсутствием достаточных материалов для суждения о развитии тех или иных грибов в природных условиях.

В очень многих случаях относительно сапрофитных грибов наши суждения об их особенностях, как функциональных, так и морфологических, основаны на лабораторных исследованиях, зачастую полностью оторванных от естественных условий. В частности, один из очень важных, вполне прогрессивных методов исследования, метод получения и выращивания грибов в чистых культурах на питательных средах (in vitro), несомненно обогативший науку множеством очень важных сведений, при одностороннем использовании его и недостаточном понимании его подсобного, служебного значения превращается иногда в известный тормоз движения науки, когда методу чистых культур приписывается универсальное или хотя бы ведущее значение.

При усовершенствовании этого метода, когда он становится весьма простым, исключительно доступным и легким, этот метод в отдельных случаях приводит к подмене наблюдений и экспериментов в природе наблюдениями и экспериментами в условиях чистых культур в лабораторной обстановке.

Иногда исследователи, увлекающиеся этим методом, могут расценивать его как самодовлеющий и по этой причине ставят эксперименты по сути дела ради экспериментов, по смыслу и содержанию и, тем более, по итогам очень далекие от того, что наблюдается в естественных условиях.

Нет нужды доказывать, что значительное количество видов грибов стало известно ученым и исследовано с той или иной тщательностью именно при помощи этого метода. В этом отношении он сыграл очень большую, положительную роль, но к имеющимся сведениям, полученным в лабораторных условиях, ничего нового относительно существования этих грибов в природной обстановке не прибавил.

Метод чистых культур иногда нацело вытесняет исследования в природе и даже более того — подменяет их и закрывает путь к ним.

Это можно сказать о так называемых почвенных грибах, принадлежащих к разным систематическим группам. Это целиком относится к *Saccharomycetaceae* и другим представителям Endomycetales. В таком же положении находится подавляющее большинство представителей Mucorales, *Chaetomiaceae* и многие другие грибы.

Мы полностью или во всяком случае в очень значительной мере судим об этих грибах по искусственным культурам и не имеем достаточных сведений об их образе жизни в естественных условиях. Характеристика видов и ключи для определения этих видов даются по материалам, полученным при выращивании грибов на тех или иных питательных средах, далеких по составу от естественных субстратов. Кроме того, в отдельных случаях используются так называемые стандартные среды для сравнитель-

ной характеристики видов, выращиваемых в одинаковых условиях, без учета функциональных особенностей видов, часто отличающихся друг от друга именно этими особенностями.

Неудивительно поэтому, что некоторые виды грибов из таких групп, как Mucorales, *Chaetomiaceae*, многие несовершенные грибы, особенно из Hyphales (Moniliales), характеризуются и отличаются друг от друга почти исключительно по морфологическим признакам. В таких условиях другие признаки остаются неосвещенными и недоступными для сравнения, поскольку естественный образ жизни этих грибов остается для нас неизвестным, сравнение их ведется в однообразных условиях как относительно питания, так и других особенностей. Связи их с теми или иными субстратами в природе мы не знаем, как не знаем и других отличительных (экологических, функциональных и иных) признаков.

Чтобы быть правильно понятым, следует еще раз подчеркнуть, что изложенными соображениями не предполагалось в какой-либо мере опорочить достижения и огромное значение метода чистых культур, с одной стороны, а с другой — те сведения относительно разграничения и определения видов среди перечисленных групп, которые этот метод так или иначе обеспечил. И дело, разумеется, не в методе как таковом, а в тех требованиях, которые к тому или иному методу предъявляются, и в том, наконец, какое место отводится методу и какое значение ему придается среди прочих других методов биологических исследований, чтó от метода ожидается и как расцениваются факты, полученные при его использовании. Условия проведения любого метода исследования, используемого в биологии, в частности в микологии, должны, насколько это возможно, приближаться к условиям природной обстановки.

В качестве примеров можно здесь привести интересные факты.

В частности, определение видов в пределах довольно большого порядка Mucorales, как это широко известно, основано преимущественно на морфологических признаках грибов, которые предварительно должны быть выращены методом чистых культур на стандартных питательных средах (рис или картофель) в лабораторных условиях, где и осуществляется изучение видов.

Характеристика видов Mucorales в справочниках, определителях и ключах, в том числе и в наиболее полном и обстоятельном труде по этой группе — в определителе Н. А. Наумова, а также в определителе низших растений, в ключах, данных Л. И. Курсановым, приводится на основании изучения их в чистых культурах на стандартных средах, при выращивании организмов из одной споры (или две односпоровые культуры для гетероталличных форм).

Приведем для примера таблицу для определения видов секции *Ehrenbergia* рода *Rhizopus* (Наумов, 1935, стр. 66—67).

1. Споры щетинистые, спорангиеносцы длиннее, чем у *Rh. nigricans*, спорангии мельче, споры 15 μ, прочие особенности неизвестны . . . . *Rh. echinatus* Van Tieghem, 1876.
— Споры исчерченные . . . . 2.
2. Спорангии не превышают 100 μ, колонии рыхлые, черные, до 5 см высоты, спорангиеносцы расположены пучком по 1—6, прямостоячие, 200—700×12 μ, спорангии 44—80 μ, столбик 20—56 μ, споры различной величины, 12—18×8 μ, эллиптически-угловатые, хламидоспоры большей частью шарообразные, 16—40×16—28 μ . . . . *Rh. angulisporus* (Saito, 1907) N. Naumov.

— Спорангии превышают 100 μ в диаметре . . . . 3.

3 (2). Гетероталличный вид, колонии с значительной способностью к распространению и наползанию, спорангиеносцы по 1—3, реже одиночные, 2—4 мм высотой, спорангии 100—150 μ, столбик очень крупный, большей частью шарообразный, споры эллиптически-угловатые, часто неправильные, 8—14×6—11 μ, зиготы 170—220 μ, хламидоспоры неизвестны . . . . . . *Rh. nigricans* Ehrenberg, 1818.

— Гомоталличный вид, колонии низкие, очень рыхлые, спорангиеносцы 3—6 мм выс., 22—25 μ толщ., спорангии как у предыдущего, столбик 11—125×98—110 μ, споры 7(8.3) μ в диаметре, зиготы 96—190×66—165 μ . . . . *Rh. artocarpi* Raciborski, 1900.

Все прочие ключи для определения видов в «Определителе мукоровых» построены аналогично.

В предисловии, кроме того, с необходимой подчеркнутостью сказано, что «природный материал, как таковой вовсе не пригоден для определения. . . » (стр. 6).

В «Определителе низших растений» под редакцией Л. И. Курсанова (1954) использованы полностью материалы, приведенные в «Определителе мукоровых» (Наумов, 1935), без каких-либо изменений в характеристике видов.

Как в том, так и в другом случае для характеристики видов использованы только морфологические признаки. При этом исследователи отличают виды друг от друга в условиях выращивания их на одной и той же питательной среде в стандартных условиях. Для многих из них эта обстановка как относительно источников питания, так и других условий очень далека от естественной.

В этом смысле характеристика видов и признаки этих видов, которые приводятся в определительных таблицах и ключах, несомненно, искусственны, и едва ли можно утверждать, что эти признаки характеризуют виды мукоровых грибов.

Такого характера ключи имеют несомненное значение для практического распознавания мукоровых, и их ценность в этом отношении едва ли кто-либо станет отрицать. Однако эти ограниченные и исключительно морфологические признаки, которые получены в искусственных условиях и использованы в этих ключах, никак не могут претендовать на то, что они характеризуют собой естественные, реально существующие в природе виды.

Нет ничего удивительного в связи с этим, что распознавание видов в ряде систематических групп грибов до сих пор еще, несмотря на многие попытки улучшить системы этих групп, остается делом исключительно трудным, доступным только отдельным специалистам, работающим по той или иной группе и имеющим у себя достаточный набор чистых культур, необходимых для сравнения. Последнее условие, как правило, становится очень важным, так как имеющиеся ключи обычно не гарантируют правильности определения. Установление вида по таким ключам в большинстве случаев оставляет известную неудовлетворенность даже у специалистов, поэтому сравнение определяемого образца с эталонами стало необходимостью.

Естественно, что такое определение в известной мере гарантирует установление идентичности определяемого образца с тем или другим эталоном. Однако на этом основании судить об естественном виде совершенно невозможно, поскольку иметь в наборах эталонов естественный

вид также невозможно. Хорошим примером в этом отношении является род *Fusarium*, хотя он и не единственный, так как, кроме этого рода, известны многие другие, находящиеся в таком же состоянии и положении. Род этот до сих пор еще остается формальным в системе. И, несмотря на то, что разные виды этого рода имеют различные сумчатые стадии, относящиеся к разным родам, в конидиальной стадии он остается единым. Здесь роды как этапы эволюции не равны самим себе в разных стадиях развития, поскольку разные виды одного рода, характеризующиеся морфологическими признаками конидиальной стадии, оказываются принадлежащими к разным родам в сумчатой стадии.

Имеющиеся системы рода *Fusarium* в настоящее время нацело оторваны от природной обстановки, и до тех пор пока эта группа грибов не будет в той или иной степени изучена в естественных условиях, до тех пор пока так называемые виды и формы в пределах этого рода не будут достаточно исследованы в их связях с субстратами — источниками питания, говорить об естественном положении рода в целом и видов, и подчиненных виду более мелких подразделений нет никаких оснований.

Существующее понимание видов этого рода в настоящее время только отражает известные взгляды тех или иных авторов, — не больше.

Здесь можно было бы привести и многочисленные другие материалы по очень многим другим систематическим группам грибов (по родам *Penicillium*, *Aspergillus* и др.), где положение дела, касающегося характеристики видов, принципиально, а часто и в подробностях, ничем не отличается от того, что имеет место относительно мукоровых грибов и рода *Fusarium*.

Во всех этих случаях метод чистых культур, оказавшись относительно простым и легким в применении его в целях систематики, обусловил отрыв исследователей от наблюдений в естественной обстановке. В результате этого мы вынуждены судить о видах в пределах многих родов, а часто и более крупных систематических категорий, на основании показателей и признаков, естественный характер которых по меньшей мере является сомнительным.

Метод чистых культур, таким образом, подменил оценку реальных видов, существующих в природе, искусственной характеристикой, к тому же видов, искусственно созданных, равноценность которых естественным видам очень сомнительна и существование которых в естественных условиях остается недоказанным.

Нет ничего удивительного поэтому в том, что разные авторы, в зависимости от методов, которые ими используются, от их взглядов на значение тех или иных признаков и от ряда других условий, часто коренным образом расходятся в оценке видов и в понимании содержания и объема вида (Mucorales, *Saccharomycetaceae*, *Chaetomiaceae*, *Fusarium*, *Penicillium* и мн. др.). В этих разногласиях нередко обе стороны могут оказаться правыми, поскольку спор идет о разных объектах, и вместе с тем обе стороны могут быть неправы, поскольку о видах спорят на основании отдельно выращенных штаммов, при полном отсутствии материалов, могущих в той или иной достаточной степени охарактеризовать вид как реально существующий в природе.

Совершенно несомненно, что в большинстве случаев преувеличение значения метода чистых культур в систематике объясняется очень простым обстоятельством — смешением двух задач: построение филогенетической системы, основанной на достаточно четком понимании вида и процессов видообразования в связи с направлениями эволюции в той или иной

систематической группе и практическое распознавание организмов для тех или иных целей; вторая задача во многих случаях остается ведущей. В этих случаях понятие «вид» может не совпадать с требованиями филогенетической системы и характеристика видов в соответствующих ключах и определителях, предназначенных для практического распознавания организмов, не может претендовать на описание вида как ступени эволюционного процесса, как совокупности организмов общего происхождения, вида как реальности. Это понятно, поскольку в таких ключах и определителях нередко сравниваются те или иные штаммы, составляющие только части сложных видов. В других случаях в пределах рода сравниваются далекие по своему происхождению и положению в филогенетической системе организмы или даже только стадии развития организмов, нередко представляющие собой только органы оплодотворения (спермогонии), участвующие в половом процессе (некоторые виды *Phyllosticta*, *Phoma* и других близких родов, конидиальные стадии *Entyloma* и других Ustilaginales).

Как это видно из приведенных примеров, число которых может быть многократно увеличено, смешение этих двух задач в микологии далеко не всегда связано с применением метода чистых культур. Довольно часто это имеет место и при оценке материалов, полученных непосредственно из естественной обстановки. Во многих таких случаях метод чистых культур оказался исключительно важным, позволившим расшифровать те или иные стадии развития видов, трактовавшиеся в качестве самостоятельных организмов. Это как раз и есть те случаи, наряду с множеством других, когда этот метод, в совокупности с наблюдениями и экспериментами в природе, будучи методом дополнительным и подсобным, разумно и целеустремленно использованным, дал очень полезные материалы и для филогенетической систематики, заняв и здесь почетное, соответствующее его назначению место.

Преувеличение значения морфологических признаков для характеристики видов у грибов и попытки обосновать филогенетическую систему этих своеобразных организмов почти исключительно на внешних морфологических признаках плодоносцев мы находим в характеристиках видов и других систематических категорий, в частности у высших базидиальных грибов, особенно у Agaricales. Учитывая, что в этой группе для характеристики видов и для отличия одних видов от других, а иногда и для характеристики родов, используются признаки, субъективно воспринимаемые (запах, вкус), или признаки эфемерные, конкретность и даже реальность которых могут быть сомнительными, необходимо отметить, что эти признаки в большинстве случаев, конечно, не могут претендовать на объективность и, тем более, на необходимую полноту. Признаки эти, может быть, дают определенную возможность различать друг от друга некоторые образцы сборов, но достаточность их для характеристики видов и возможность использования для суждения о специфике и сущности видов вызывают серьезные сомнения.

Наиболее существенным недостатком системы агариковых грибов, гастеромицетов и других высших базидиальных грибов, помимо отмеченных выше, является описание видов этих грибов в отрыве от естественных условий их местообитаний — от условий их питания и развития. В лучшем случае такие сведения приводятся при описании видов-микоризообразователей, когда указываются связи отдельных видов грибов с теми или иными высшими растениями. Однако эти фактически существующие связи известны более или менее достоверно для очень ограни-

ченного количества видов. Для подавляющего же большинства, как правило, приводятся сведения, основанные только на поверхностных наблюдениях. Кроме того, для очень многих видов приведены описания только внешнего облика плодоносцев, без характеристики их строения и других особенностей. Высшие базидиальные грибы классифицируются по морфологическим признакам, и категория вида в пределах многих порядков расценивается как исключительно морфологическая. Понятие о виде у высших базидиальных грибов по существу ничем не отличается от такового же у высших растений, поскольку и в том и в другом случае суждения о виде базируются на морфологических признаках, без учета существенных особенностей грибов как гетеротрофных организмов.

Подводя итоги сказанному, следует подчеркнуть, что в микологии во многих случаях наблюдается путаница в понимании двух категорий видов: с одной стороны, естественного вида — этапа эволюции, с другой — вида как систематической единицы в таксономических построениях, часто искусственных, далеких от филогенетической системы, но имеющих практическое направление — распознавание организмов.

Говоря о естественном виде, следует помнить, что в разных систематических группах грибов виды не равноценны, поскольку они являются этапами эволюции, находящимися на разном уровне и, кроме того, в разных направлениях развития. Однако при этом нельзя упускать из виду, что в любом из известных в настоящее время направлений эволюции грибов, взятом в отдельности, как и во всех этих направлениях в совокупности, главнейшими, наиболее важными (отмеченными в любой систематической группе) несомненно являются функциональные свойства и особенности организмов, так как именно эти свойства обусловливают изменчивость грибов и связанные с этим процессы формо- и видообразования.

Морфологические изменения в этой группе организмов формируются медленнее и слабее, чем в группе автотрофных растений. Будучи как в жизнедеятельности организмов, так, естественно, и в дифференциации видов адаптивными признаками вторичного характера, эти изменения имеют второстепенное значение в качестве подчиненных признаков в характеристике и понимании видов.

Следует отметить, что в микологии очень часто для характеристики видов пользуются весьма своеобразными признаками, которые нередко расцениваются в качестве морфологических, как например реакция питающих растений на грибы-паразиты или на патогенные виды и изменения того или иного характера, возникающие в питающем субстрате под воздействием сапрофитных грибов. Эти признаки, часто очень существенные, используются в фитопатологии при диагностике заболеваний и во многих других случаях, причем нередко вполне достоверно определяются многие виды грибов только по тем признакам, которые могут быть постоянными и достаточно прочными. Не составит труда показать, что и такого характера признаки имеют непосредственное отношение к функциональным особенностям грибов при их взаимоотношениях с растениями-хозяевами.

Виды у высших и других автотрофных растений до самого последнего времени характеризуются морфологическими признаками и, как говорит В. Л. Комаров, «все учение о виде до сих пор было морфологическим» (1940, стр. 206). Наоборот, виды у грибов, как организмов гетеротрофных, различаются друг от друга и характеризуются прежде всего и главным образом признаками физиологическими, функциональными.

При этом нужно помнить, что, будучи первичными и основными, функциональные признаки обусловливают и морфологические изменения организмов. Эти последние при более или менее целеустремленных их поисках так или иначе обнаруживаются и имеют место не только у видов, но нередко у более мелких, подчиненных виду систематических категорий, таких, как формы и специализированные формы и нередко даже у отдельных штаммов, несомненно представляющих собой часть видов.

В связи с этим перенесение суждения о виде как о морфологически обособленной единице из области высших растений в группу грибов следует считать глубоко ошибочным.

Наибольший интерес, естественно, имеют сравнительные данные, которые легко получить при оценке характеристики видов и, следовательно, понимании видов в разных систематических группах грибов.

Низшие грибы — Phycomycetes

В порядке Chytridiales (s. l., incl. Myxochytridiales et Mycochytridiales) во всех семействах и почти во всех родах, при относительно редких исключениях, характеристика видов основана главным образом на признаках их приуроченности к определенным источникам питания в виде тех или иных субстратов. Признак приуроченности к субстратам постоянно комбинируется с морфологическими признаками, однако морфологические признаки, как правило, не могут считаться достаточными для видовой характеристики; они используются в этом порядке для характеристики более крупных систематических категорий, таких, как семейства, роды и подроды.

В этом порядке известны некоторые виды (*Synchytrium aureum* Schroet., *Rhizophidium globosum* Schroet. и др.), которые указываются на многих и разнообразных субстратах и, следовательно, могут рассматриваться в качестве многоядных видов. Не вызывают никаких возражений высказанные по поводу таких видов мнения ряда авторов, оценивающих их в качестве сборных видов. При внимательном изучении такие виды несомненно должны распасться на несколько видов.

Во всяком случае хитридиевые грибы классифицируются и определяются с обязательным учетом как источников питания (субстратов), так и морфологических особенностей; при этом морфологические особенности принимаются во внимание в качестве дополнительных признаков. Подход флористов и систематиков к вопросу о разграничениях и понимании вида в этом порядке неизменно определяется связями этих грибов с субстратом.

Во всяком случае любой автор, работающий с этой группой грибов, по морфологическим признакам будет различать виды только в тех случаях, если эти организмы развиваются на одном и том же или на близких субстратах. Ни один автор не станет здесь идентифицировать виды, исходя из морфологических особенностей, и сравнивать для этого морфологические признаки видов, найденных на разных субстратах, не учитывая последних.

Короче говоря, если на одном и том же или близких субстратах обнаруживаются морфологически отличающиеся организмы, то они рассматриваются как разные виды. И вместе с тем морфологически сходные или близкие организмы, но встречающиеся на разных субстратах, также рассматриваются в качестве разных видов.

Виды как таковые понимаются здесь совершенно обязательно на основании оценки их функциональных особенностей, что и входит в характеристику видов в качестве указания на их приуроченность к тому или иному субстрату.

Примерами здесь могут служить принятые Н. А. Наумовым (1954) методы разграничения видов в пределах этой группы (порядки Chytridiales, Mycochytridiales).

В пределах рода *Olpidium* виды различаются прежде всего по субстратам:

на *Vampyrella lateritia* — *Olpidium microsporum* Gobi,
на *Spirogyra* — *O. entophytum* A. Br.,
на *Lemna* — *O. lemnae* A. Fisch.,
на *Pinus* (пыльцевые клетки) — *O. pendulum* Zopf, *O. luxurians* (Tomasch.) A. Fisch., *O. ramosum* Serbin.,
на *Cruciferae* (*Brassica* и др.) — *O. brassicae* (Wor.) Dang.

На пыльце *Pinus* описаны три вида, которые различаются, естественно, по признакам морфологическим. В то же время различать прочие упомянутые виды по морфологическим признакам, не учитывая субстратов, абсолютно невозможно.

Совершенно аналогично понимание вида в пределах многочисленных других видов порядка Chytridiales (incl. Myxochytridiales и Mycochytridiales), а также в порядке Plasmodiophorales.

Такое же положение существует и в других порядках фикомицетов. В частности, в порядке Ancylistales (Lagenidiales) для определения видов рода *Lagenidium* приведена такая таблица (Наумов, 1954, стр. 45):

— В пыльцевых клетках видов *Pinus* . . . . *L. pygmaeum.*
— В вегетативных нитях *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Mesocarpus* . . . . *L. Rabenhorstii.*
— Внутри зигот *Spirogyra* . *L. entophytum.*
— В клетках *Closterium* . . . . *L. sacculoides.*

Эта таблица повторяет известные в других справочниках и определителях разграничения видов (см., например, Ячевские, 1931, стр. 66—67) как для указанного рода, так и для других родов этого порядка.

Что касается более высоко организованных порядков фикомицетов, то, оставляя в стороне порядки Monoblepharidales и Blastocladiales, а также Leptomitales, где те или иные связи видов с субстратами в большинстве случаев слабо изучены, вследствие чего на основании морфологических особенностей часто описываются виды, существование и реальность которых весьма сомнительны (многие виды *Monoblepharis*, *Leptomitus* и др.), следует несколько подробнее остановиться на порядках Saprolegniales и Peronosporales.

Виды в пределах порядка Saprolegniales различаются исключительно по морфологическим признакам и описываются в большинстве случаев в качестве сапрофитов, развивающихся в воде на различных органических субстратах как растительного, так и животного происхождения.

Определение видов и их характеристика в пределах порядка довольно разнообразны. В порядке Saprolegniales достаточно установившейся системы в настоящее время нет, и разные авторы понимают этот порядок в разном объеме.

В нашей отечественной литературе также объем этого порядка у разных авторов различен, причем большинство авторов включают в него

сем. *Leptomitaceae*, выделяемое в настоящее время в особый порядок, и сем. *Blastocladiaceae*, также обособляемое в отдельный порядок.

В системе порядка Saprolegniales, предложенной Аинсворт и Бисби (Ainsworth a. Bisby, 1954), различают три семейства: 1) *Ectrogellaceae*, куда входят преимущественно паразитные виды на диатомовых и бурых водорослях, характеристика которых определяется их образом жизни и, естественно, связями с субстратом; 2) *Thraustochytriaceae*, с одним родом *Thraustochytrium*, преимущественно эпибиотики на морских водорослях; 3) *Saprolegniaceae* — водные или почвенные организмы, в большинстве случаев ведущие сапрофитный образ жизни или, иногда, в качестве факультативных паразитов, поселяющиеся на растениях или, чаще, на животных.

Последнее семейство — *Saprolegniaceae* — остается еще недостаточно хорошо очерченным. В наиболее типичном для семейства роде *Saprolegnia* описывается 15—20 видов, разграничение которых основано преимущественно на особенностях органов полового воспроизведения — их расположении и строении, так как другие признаки здесь очень не постоянны и не дают достаточных гарантий. Во всяком случае понимание вида в пределах этого рода и других близких — условно, и далеко не всегда возможно разграничить и некоторые роды, входящие в семейство.

Порядок Peronosporales является наиболее изученным сравнительно с другими фикомицетами, и суждение о виде во всех родах этого порядка относительно однообразно.

Как выяснено в довольно многочисленных исследованиях, касающихся видов, принадлежащих к разным родам и семействам этого порядка, наиболее резко выраженной особенностью видов является их приуроченность к строго определенным субстратам. Специализация видов пероноспоровых грибов в большинстве случаев очень узкая: обычно видовая, когда определенный вид гриба способен паразитировать только на одном виде растения, или иногда родовая, когда тот или иной вид гриба встречается на разных видах растений, принадлежащих к одному роду.

В отдельных случаях, в виде исключения, в порядке Peronosporales описываются виды (*Pythium*, *Phytophthora*, *Bremia*, *Cystopus*), встречающиеся на многих растениях, принадлежащих к разным родам одного и того же семейства (*Phytophthora infestans* — на пасленовых, *Bremia lactucae* — на сложноцветных, *Cystopus candidus* — на крестоцветных, *C. tragopogonis* — на сложноцветных). Наблюдения и некоторые эксперименты в этих случаях достаточно ясно показывают, что такая многоядность некоторых видов Peronosporales — только кажущееся явление. В действительности здесь мы имеем дело или с разными видами, или со сложными видами, распадающимися на узкоспециализированные формы. Последние же, как об этом было сказано, будучи биологически обособленными, могут рассматриваться как вполне самостоятельные виды с более или менее узкой специализацией и приуроченностью к определенным видам растений-хозяев.

Следует ли в этих случаях, имея в виду относительно строгую специализацию пероноспоровых грибов, принимать сложные виды с большим количеством специализированных форм или, наоборот, дробить эти крупные виды на мелкие самостоятельные, соответствующие специализированным формам? Имеются сторонники и первого, и второго взгляда, причем и те и другие со своей точки зрения несомненно понимают вид достаточно обоснованно.

Решение этого вопроса затруднительно, поскольку речь идет в основном о взглядах на объем вида, причем убедительными доводами представители как того, так и другого мнения не располагают. Во всяком случае до тех пор, пока не будут получены достоверные материалы, на основании которых можно было бы судить о специализированных формах (общего происхождения и представляющих единый, беспрерывный ряд непосредственно связанных друг с другом форм), составляющих сложный вид, говорить о таком сложном виде преждевременно. В то же время обособление мелких видов, соответствующих специализированным формам, как об этом сказано выше, менее удобно. В этом случае виды представляются резко изолированными друг от друга и суждение об их родственных отношениях, как правило, становится затруднительным.

Во всех случаях в пределах этого порядка вид понимается как функциональная категория и морфологические признаки здесь играют подчиненную роль. Как правило, для определения вида гриба здесь достаточно знать растение-хозяина, относительно которого специализирован тот или иной гриб.

Что касается зигомицетов, то о порядке Mucorales уже было достаточно сказано раньше. В другом порядке — Entomophthorales — по существу также наблюдаются более или менее тесные связи с определенными субстратами. В основу характеристики большинства видов этого порядка также положены функциональные признаки. Морфологические особенности видов и в этой группе имеют значение и используются для характеристики видов в качестве подчиненных признаков. Вместе с тем систематика этого порядка еще далеко не установилась, в силу недостаточности материалов по связям видов с субстратами и по их морфологической изменчивости. Кроме того, в пределах порядка нет еще достаточно четкого разграничения родов, и даже объем самого порядка разные авторы трактуют довольно различно.

Сумчатые грибы — Ascomycetes

В классе Ascomycetes в настоящее время различают 15 порядков. В новой системе, предложенной Н. А. Наумовым (1954), указывается 20 порядков, с выделением некоторых семейств дискомицетов в особые порядки и с включением в группу дискомицетов некоторых родов, рассматриваемых другими авторами в системе лишайников (например, Caliciales).

Понимание вида в разных порядках этого обширного класса довольно различно.

В подклассе Protoascomycetes (Hemiascomycetes) виды различаются преимущественно по функциональным признакам, и морфологические особенности видов здесь, как правило, используются в качестве дополнительных, играющих подчиненную роль.

В порядке Exoascales (сем. *Exoascaceae* и *Protomycetaceae*) виды характеризуются узкой специализацией и обязательной приуроченностью к определенному виду растения-хозяина.

Во втором порядке этого подкласса — Protoascales (Endomycetales) — в основу понимания и характеристики видов положены признаки либо приуроченности их к определенным субстратам (там, где имеются данные), либо в большинстве случаев характеристика видов основана на физиологических их особенностях, исследованных в той или иной степени в экспериментах с чистыми культурами. В большинстве случаев виды семейств

Dipodascaceae (Ascoideaceae), *Endomycetaceae*, *Saccharomycetaceae* очень слабо изучены в естественных условиях и связи их с теми или иными естественными субстратами почти не известны, хотя большинство видов этих семейств так или иначе изучалось в чистых культурах и видовые разграничения здесь основаны на функциональных свойствах организмов, на их ферментативной деятельности и способности сбраживать те или иные сахара, разжижать желатину, на отношении их к кислотности питательной среды. Принимаются во внимание для характеристики видов и морфологические признаки, в основном характер развития вегетативных органов, характер размножения — деление и почкование гиф и отдельных клеток, количество спор в сумках, форма и величина спор. Однако по морфологическим признакам разграничение видов, как правило, невозможно. Систематика этой группы грибов не может считаться достаточно разработанной, и понимание вида здесь у разных авторов довольно различно. Во всяком случае и в этой группе вид не является в достаточной мере морфологической категорией, а в большей степени категорией физиологической — функциональной.. Наиболее надежными критериями вида и здесь являются признаки комплексные.

Во втором, наиболее крупном и более разнообразном подклассе сумчатых грибов — Euascomycetes — только в порядке Plectascales (Eurotiales) в пределах семейств *Gymnoascaceae*, *Onygenaceae*, а также двух своеобразных семейств *Elaphomycetaceae* и *Terfeziaceae*, относимых некоторыми современными авторами к дискомицетам (Tuberales), для характеристики видов используются преимущественно морфологические признаки. В большинстве случаев это имеет место при отсутствии достаточных сведений об естественных условиях местообитания видов, выделяемых иногда из почвы. В тех же случаях, когда связь с субстратом достаточно известна, это в качестве функционального признака совершенно обязательно используется для видовой характеристики.

Что касается сем. *Eurotiaceae (Euaspergillaceae)*, то входящие в него главнейшие роды *Eurotium* (*Euaspergillus*) и *Carpenteles* (*Eupenicillium*) более удобно рассматриваются в группе несовершенных грибов как роды — *Aspergillus* и *Penicillium*. Относительно понимания вида в этих родах уже достаточно сказано выше. Отметим только, что имеющиеся у некоторых видов сумчатые плодовые тела мало что дают для морфологической характеристики видов. Более того, даже разделение этих двух родов по сумчатой стадии, без учета характера конидиальных спороношений, невозможно.

В многочисленных порядках всех сумчатых грибов (за исключением некоторых очень немногочисленных родов) виды неизменно рассматриваются в их связи с определенным субстратом. Они характеризуются, с одной стороны, функциональными признаками, а с другой — морфологическими. По сути дела такая двусторонняя характеристика вида при оценке комплекса признаков, как морфологических, так и функциональных, может быть обнаружена независимо от того, являются ли виды паразитами или встречаются в качестве сапрофитов на мертвых частях растений и других субстратах.

Во всяком случае всякий миколог, имеющий известный опыт в определении видов сумчатых грибов, достаточно хорошо знает, что в этой группе, как и при определении большинства других грибов, идентификация не может быть осуществлена без знания субстрата, на котором обнаружен гриб. Это обстоятельство нельзя считать формальным и относить его только к практике определения. Многочисленные факты по этому

поводу говорят не только о том, что знание субстрата помогает определению видов, но и об очень существенных биологических связях грибов с субстратами. Совершенно несомненно, что в этом имеется глубокий смысл, вытекающий из особенностей грибов как организмов с гетеротрофным питанием, неизменно связанных во всех проявлениях жизнедеятельности с определенными субстратами, служащими для них одновременно и источниками питания, и защитой, и областью распространения.

В этом отношении значительный интерес представляет следующее обстоятельство. На одном и том же растении, часто на одних и тех же органах этого растения, мы обнаруживаем развитие нескольких видов грибов. При этом плодоношения этих видов могут быть обнаружены одновременно и даже в непосредственной близости друг к другу. Сравнительно редко в этих случаях можно обнаружить одновременно виды грибов, принадлежащих к одному роду. Как правило, при одновременной встречаемости на одном субстрате обнаруживаются виды, принадлежащие к разным, нередко очень далеким родам.

Совершенно несомненно, что такие факты не являются случайностью и зависят от свойств организмов и их взаимоотношений. Факты эти указывают на избирательность видов и их приуроченность к определенным субстратам, в силу чего близкие виды, принадлежащие к одному роду, оказались способными развиваться на разных растениях. Исключения из этого правила немногочисленны и относятся к некоторым видам *Pleospora* и другим, где видовые разграничения остаются еще очень неясными, а также к некоторым другим сумчатым, несовершенным и прочим грибам. В классе сумчатых грибов, однако, известны некоторые семейства или отдельные роды, где виды характеризуются исключительно по морфологическим признакам, без учета их связей с теми или иными субстратами. В качестве таких примеров можно указать семейства *Sordariaceae*, *Chaetomiaceae*, некоторые *Pezizaceae (Ascobolaceae)*, *Helvellaceae*, *Tuberaceae* и др.

Нетрудно видеть, что в этих случаях отсутствие указаний на связи грибов с субстратами полностью объясняется отсутствием такого характера сведений.

Базидиальные грибы — Basidiomycetes

Понимание вида в довольно большом и вместе с тем очень разнообразном классе базидиальных грибов различно, что вполне естественно, если учесть, что сюда входят очень древние по происхождению, с длительной эволюцией по пути паразитизма ржавчинные грибы, относительно молодая группа паразитов — головневые грибы, паразитные Exobasidiales, специализированные в отношении особенностей питания — дереворазрушающие Aphyllophorales (Polyporales), многочисленные микоризообразователи из Agaricales, Sclerodermatales и из других порядков и многие сапрофиты из числа наземных макрофитов.

Подавляющее большинство базидиальных грибов эволюционировало в направлении совершенствования органов размножения, в связи с чем в этой группе наблюдается формирование крупных и сложных по строению плодовых тел и спороносящих частей плодоносцев. Большая часть видов этого класса характеризуется сапрофитным способом питания, при использовании органических веществ растительного происхождения. Как правило, достаточных материалов относительно их связей с теми

или иными субстратами не имеется. Только в самое последнее время по выяснению таких связей стали ставить некоторые экспериментальные исследования и проводить наблюдения в природе.

В связи с этим понятие о виде и характеристики видов в этих группах носят формальный характер и основаны на морфологических признаках плодоносцев. Понятно, что вследствие такого подхода к оценке вида, последние часто представляют собой субъективные восприятия авторов, а отнюдь не реальные, существующие в природе этапы эволюции.

Довольно часто в пределах некоторых Agaricales отдельные гербарные образцы в виде обособленных плодовых тел классифицируются в качестве своеобразных видов или так называемых форм видов. При этом в понятие «форма» вкладывается смысл экологической разности, постоянство которой очень сомнительно.

Обособление и описание таких видов и форм по смыслу и содержанию противоречат понятию о любой систематической категории, в том числе и основному из них — понятию о виде. Вид есть реально существующая в природе, наследственно закрепленная, основная единица, представляющая собой этап эволюции. Естественно, что составляющие вид формы также являются наследственно закрепленными и этапами эволюции. Понятно, что экологические разности, подвижные, т. е. изменяющиеся в своих признаках в зависимости от экологических условий, систематическими единицами ни в качестве форм, ни, тем более, в качестве видов считаться не могут. Признание для таких отклонений видовой самостоятельности или хотя бы самостоятельности подчиненных виду форм очень легко может привести к полному отрицанию изменчивости вида.

По поводу видов в пределах базидиомицетов уже достаточно сказано раньше. Здесь следует только еще раз подчеркнуть, что существующее понятие о виде у многих макрофитов из базидиомицетов, включая и гастеромицеты, требует коренного пересмотра, поскольку это положение не соответствует современным требованиям науки.

Порядок Aphyllophorales в этом отношении находится в несравненно лучшем положении. Здесь мы располагаем часто очень подробными сведениями как по морфологии и анатомии плодоносцев, так и по строению вегетативной грибницы. В ряде случаев в характеристику видов включаются сведения о процессах разрушения древесины, о характере гнилей и проч. Для этого порядка имеются хорошие материалы, касающиеся связи видов с определенным субстратом.

Aphyllophorales несомненно представляет собой одну из наиболее подробно исследованных групп грибов, хотя, как и у многих других базидиальных грибов, характеристика видов и попытки построения филогенетической системы этой группы основаны преимущественно на морфологических признаках, без учета связи тех или иных видов с питающим субстратом.

Среди базидиомицетов особняком стоят ржавчинные (Uredinales), головневые (Ustilaginales) и дрожалковые (Tremellales), выделяемые в особый подкласс — Heterobasidiomycetes.

В пределах этих порядков известны очень многие виды, ведущие паразитный образ жизни (все представители первых двух порядков и многие виды последнего).

В большинстве случаев относительно тех или иных видов этой группы имеются многочисленные и довольно подробные сведения, позволяющие обоснованно и с достаточной достоверностью судить о понимании и об объеме вида и его особенностях. Во всяком случае ржавчинные и голов-

невые грибы можно считать более или менее хорошо и притом разносторонне изученными.

Виды в этих порядках не вызывают каких-либо сомнений и оцениваются всегда по комплексу признаков, где признаки связи определенных видов с субстратами имеют решающее значение. Как раз порядок ржавчинных грибов дал наиболее интересные и подробные материалы по этим вопросам, и именно в этой группе наиболее глубоко и подробно исследован сложный состав вида, мелкие подразделения которого удалось выявить при целеустремленных исследованиях взаимоотношений их и растений-хозяев.

В некоторых, сравнительно немногочисленных, случаях для ржавчинных грибов с достаточной достоверностью доказаны факты видообразования, на основании которых можно судить о путях формирования новых видов. Наиболее удачно такие материалы были даны В. Г. Траншелем для ряда микровидов, происхождение которых от морфологически тождественных по телейтоспорам полноцикловых разнохозяйных видов не вызывает сомнений.

Так, В. Г. Траншель экспериментально установил биологическую связь *Aecidium punctatum* на видах *Anemone* с *Tranzschelia pruni-spinosae*, развивающимся на сливах в стадии уредо- и телейтоспор, доказав таким образом принадлежность эцидиальной стадии, встречающейся на *Anemone*, к разнохозяйному и полноцикловому виду *Tranzschelia pruni-spinosae*.

Вместе с этим было доказано, что известный на *Anemone* микровид *Tranzschelia fusca*, развивающий на этом растении телейтоспоры, вполне тождественные телейтоспорам *T. pruni-spinosae*, является микровидом, имеющим происхождение от полноциклового вида *T. pruni-spinosae*. Происхождение *T. fusca* от *T. pruni-spinosae* имело место при сокращении цикла развития вида, с выпадением уредоспор, а затем и эцидиев. При этом совершенно неизбежно телейтоспороношения развились взамен утраченных эцидиев. Из полноциклового и разнохозяйного вида *T. pruni-spinosae*, таким образом, возник новый микровид — *T. fusca*, у которого телейтоспоры развиваются, в отличие от первого вида, не на сливе, а на ветренице.

Таким же путем, несомненно, возникли и многие другие микровиды, в частности *Uromyces phyteumatum* из *U. caricis-sempervirentis*, *U. ficariae* из *U. rumicis*, *Puccinia pachyderma* из *P. wolgensis* и мн. др.

Приведенные примеры, которые можно было бы значительно увеличить, представляют собой хорошее доказательство возможностей видообразования у грибов, в частности у ржавчинных, и освещают только один из множества путей и направлений, которые существуют у этих гетеротрофных организмов. При этом мы вполне обоснованно можем судить как о новом, возникшем виде, так и о прежнем, давшем начало новому виду, и о том направлении, в котором протекал процесс видообразования.

Несовершенные грибы — Fungi imperfecti

Наконец несколько слов необходимо сказать и о так называемых несовершенных грибах. Можно ли говорить о виде у этих грибов, или вид у них, как и все остальные систематические категории, следует считать условным, используемым с чисто практической целью — дать названия организмам, которые в том или ином состоянии обнаруживаются в есте-

ственных условиях. В настоящее время мы располагаем сведениями о связях несовершенных грибов (как гаплоидных стадий) с сумчатыми грибами. Несколько реже такие связи обнаруживаются и с базидиомицетами. Однако для всей группы несовершенных грибов эти связи не могут считаться хотя бы более или менее доказанными, поскольку не более 2% всех несовершенных грибов изучены в этом отношении с той или иной достоверностью. Вместе с тем известны достаточно многочисленные и вполне достоверные материалы, позволяющие говорить о том, что многие несовершенные грибы не имеют совершенных стадий, развиваясь только в гаплоидном состоянии. Точно так же мы располагаем большим материалом, позволяющим утверждать, что многие виды сумчатых и подавляющее большинство базидиальных грибов не имеют несовершенных стадий спороношения.

Здесь можно подметить интересную, вполне естественную, легко объяснимую закономерность смены гаплоида и диплоида в цикле развития грибов, принадлежащих к разным классам. У фикомицетов, как и у сумчатых грибов, гаплоидная стадия является преобладающей. Однако для некоторых видов уже среди низших грибов могут быть отмечены подавление гаплоидной стадии и преимущественное развитие диплоидной, хотя это и обнаруживается в виде редких исключений. Среди сумчатых грибов с таким явлением приходится сталкиваться значительно чаще, при этом обращает на себя внимание то обстоятельство, что гаплоидные спороношения встречаются наиболее часто у наиболее примитивных сумчатых. Наоборот, у наиболее высоко организованных аскомицетов гаплоидные спороношения известны реже, и, наконец, они совершенно исчезают у наиболее совершенных дискомицетов. При этом сумчатые спороношения у ряда видов могут возникать и вызревать в нескольких поколениях в течение вегетационного периода, что необычно для сумчатых грибов в целом. Что касается базидиальных грибов, то они ушли еще дальше сумчатых в этом направлении. Гаплоидное состояние у базидиомицетов в значительной степени сокращено, и, кроме того, известные для ряда видов конидиальные спороношения, как правило, возникают на диплоидном мицелии.

У базидиальных грибов конидиальные спороношения довольно часто встречаются в наиболее примитивных группах: они постоянны у ржавчинных грибов, обнаружены у ряда видов головневых и в других близких группах. В отдельных случаях они известны для некоторых видов Aphyllophorales (Polyporales) и других высших базидиальных и вместе с тем почти нацело или совсем утрачены у агариковых грибов и у гастеромицетов.

Происхождение несовершенных грибов как гаплоидных стадий, может быть и вероятнее всего, осуществлялось в естественных условиях различными путями. Одновременно с сокращением гаплоидных стадий (выпадением гаплоидных, особенно конидиальных, спороношений из цикла развития организма) в определенных условиях протекал и обратный процесс, характеризующийся утратой у ряда видов диплоидных стадий, т. е. сохранением только гаплоидных спороношений. Это могло иметь место при экологическом или географическом разобщении полов у гетероталличных видов или при исчезновении одного из полов в результате постепенной утраты половых функций, как это мы обнаруживаем у очень многих грибов. Это могло произойти в условиях, когда климатическая обстановка благоприятствовала сохранению конидиальных спороношений, количественные преимущества которых над диплоидными

совершенно ясны. Пути такого формирования несовершенных грибов несомненно были разнообразными. Едва ли только можно допустить, как это иногда делают некоторые авторы, что несовершенные грибы являются таковыми изначально и никогда не имели половых стадий. Нам такое предположение представляется мало вероятным. Во всяком случае, следует сказать, что среди грибов мы не имеем примеров, на которые можно было бы опереться, чтобы показать, что бесполое размножение у них является первично простым. Здесь не нужно доказывать, что простейшим способом размножения является процесс деления и почкования примитивной живой клетки. Однако такого характера размножение у грибов мы обнаруживаем только у высокоорганизованных представителей, что ясно указывает его вторичный характер, в виде упрощения способа размножения.

Простое деление организма или отпочковывание новых особей среди примитивных низших грибов совсем не известно, если не принимать во внимание Plasmodiophorales, у которых это осуществляется в диплоидном состоянии, почему их нельзя считать примитивными грибами. Во всех остальных случаях органы бесполого размножения у грибов имеют характер высокоспециализированных образований. Тем более это относится к конидиальным спороношениям таких высокоорганизованных грибов, как сумчатые и базидиальные.

Трудно и даже невозможно предположить, что конидиальные спороношения эволюционировали самостоятельно, вне связи с половым воспроизведением. Для этого нет никаких оснований. Эволюция грибов шла в направлении совершенствования и гаплоидных, и диплоидных спороношений в их взаимной связи. В силу этого и оценка этих спороношений в эволюционном отношении может быть рациональной только при учете их взаимосвязей. Несомненно, что хорошо обоснованной, близкой к естественной системе сумчатых грибов может быть построена только тогда, когда мы в достаточной степени овладеем данными о связях определенных форм сумчатых плодоношений с конидиальными.

Что же касается попыток построения так называемой филогенетической системы несовершенных грибов, то при современных знаниях о цикле развития этих грибов такие попытки пока что не могут считаться обоснованными.

Встает естественный вопрос: что же такое несовершенные грибы? Действительно ли существует такая группа грибов или этой группы как таковой нет?

Обычно эта группа рассматривается в качестве искусственно созданной только для удобства распознавания организмов, в каком бы состоянии мы их не обнаружили в естественных условиях. Понятия о любой систематической категории, вплоть до вида, в этой группе условны и не соответствуют таким же понятиям, используемым в естественной системе. Они являются только названиями, которые даются для гаплоидных стадий развития, но не видовыми названиями.

Однако так ли это в действительности?

Это несомненно так, когда в цикле развития гриба имеются и конидиальные, и сумчатые спороношения, но это, конечно, и не так, если в цикле развития организма сохранились только бесполые спороношения и сумчатые спороношения так или иначе утрачены.

В этих случаях вид как таковой сохранился, хотя и развивается только в гаплоидной стадии, что лишний раз подчеркивает пластичность вида в борьбе за существование.

Вместе с тем мы достаточно твердо знаем, что подавляющее большинство несовершенных грибов таковыми и является. Таким образом, чтобы до конца быть последовательно логичным, нужно признать неправильной точку зрения, трактующую понятие о виде и вид у несовершенных грибов как условное название. Вид у большинства несовершенных грибов столь же реальная ступень эволюции, как и у совершенных грибов. Самый процесс становления несовершенных грибов с утратой совершенных стадий спороношения является эволюционным процессом.

Если это так, следовательно, мы можем говорить только об искусственной группировке естественных, реально существующих в природе видов, поскольку естественную систему несовершенных грибов мы в настоящее время лишены возможности создать.

И вместе с тем у нас нет еще достаточных оснований для построения филогенетической системы и для сумчатых и базидиальных грибов. Существующие системы здесь также достаточно искусственны и, будучи построенными на признаках, филогенетическое значение которых остается в большинстве случаев неясным, принципиально от системы несовершенных грибов мало чем отличаются.

Вид у истинных несовершенных грибов столь же реален как и в любой другой систематической группе. Чтобы прекратить имеющуюся путаницу в этом вопросе, помимо расширения исследований в направлении выяснения связей между конидиальными и сумчатыми и базидиальными спороношениями, следует принять за правило избегать употреблять в качестве видовых названий названия конидиальных стадий для тех видов, где известны совершенные формы спороношений, как это уже принято для ржавчинных грибов и фикомицетов, в частности Peronosporales, Mucorales, Entomophthorales и других, где виды преимущественно характеризуются по несовершенным спороношениям. Предложение это уже многократно высказывалось, но, к сожалению, остается пока еще нереализованным. Ведь по существу случаи, когда имеются ясные связи несовершенных стадий с совершенными, и обусловили отрицание реальности вида, а следовательно, и других систематических категорий у несовершенных грибов. Сделать это будет нелегко, и здесь мы встретимся с некоторыми затруднениями, зависящими от ряда обстоятельств: необходимость обобщенных сведений о связях тех или иных несовершенных стадий с совершенными, достоверность тех или иных сведений и материалов, необходимость практического определения грибов по тем или иным признакам, когда в группе сумчатых грибов окажется возможным и необходимым определять конидиальные стадии, и, наконец практические запросы, когда вредящей стадией, имеющей значение в сельском хозяйстве или в других отраслях производства, как правило, является именно конидиальная стадия.

Понятно, что стадия развития — это не вид. При наличии разных стадий в цикле развития вид характеризуется своим плеоморфизмом и видовое название сохраняется за ним по совершенной стадии. Если же совершенная стадия у вида утрачена, вид как таковой сохраняется и имеет право на соответствующее название, которое ему и присваивается в соответствии с его циклом развития, т. е. по конидиальной стадии.

Существующее понятие о виде у несовершенных грибов даже в тех случаях, когда видовым названиям придают условное значение, в подавляющем большинстве случаев аналогично понятию о виде у сумчатых грибов. Виды несовершенных грибов различаются по комплексу признаков, при этом почти неизменно ведущую роль играют признаки функцио-

нальные, либо в большинстве случаев те или иные связи с соответствующими субстратами, либо, в других случаях признаки, исследованные в лабораторных условиях при выращивании организмов на питательных средах, содержащих различные сахара и другие источники питания.

По очень многим видам несовершенных грибов получены интересные материалы, говорящие об их лабильности и значительной изменчивости в морфологических признаках в связи с изменениями условий питания.

Все имеющиеся относительно несовершенных грибов данные позволяют нам утверждать, что, хотя единой филогенетической группы несовершенных грибов нет, так как утрата диплоидных стадий проходила у разных представителей вполне независимо и гаплоидные спороношения не имеют своего собственного, самостоятельного пути эволюции, а развивались одновременно в связи с сумчатыми и другими спороношениями, виды как таковые и в этой группе имеют такое же значение и такую же реальность, как и виды совершенных грибов, если они не являются стадиями развития этих последних. Другое дело, что в настоящее время мы не имеем еще достаточных оснований для создания такой системы несовершенных грибов, которая могла бы претендовать на естественную. Роды и, тем более, семейства и порядки здесь, несомненно, еще условны и не могут претендовать на естественные группы, хотя намечаются некоторые роды, родственность видов которых не вызывает сомнений.

Группа эта очень слабо изучена, виды, относящиеся к ней, иногда описываются без учета онтогенеза организмов, нередко по незначительным морфологическим признакам, где нет еще достаточной четкости в определении терминов, морфологических понятий и значения отдельных элементов организма. Так, термин «конидия» является еще очень неопределенным: иногда играющие оплодотворяющую роль спермации принимаются за конидии, как и сами спермогонии описываются как плодовые тела характера пикнид, псевдопикнид, или ложа конидиеносцев.

Сказанное позволяет нам подвести итоги, заключающиеся в том, что понятие вида у грибов не отличается от такого же понятия у других живых организмов. У грибов вид также является, с одной стороны, определенным этапом эволюции, ступенью филогенетического их развития, а с другой — основной, таксономической единицей. В основе видообразования, а следовательно, и понятия вида, в силу своеобразного образа жизни грибов как гетеротрофных организмов, лежат их функциональная изменчивость и функциональные признаки. Эти признаки и свойства, будучи первичными по происхождению и значению, обусловливают и морфологические, и другие особенности организмов, обязательно принимающиеся во внимание при характеристике вида.

Вид у грибов понимается как сложная совокупность особей, где, как правило, наблюдается характерный процесс, который можно назвать, как это сделано В. Л. Комаровым, породообразованием (множество особей с одинаковыми признаками). При этом естественное разнообразие особей, происходящих от одного родоначальника, ведет к формообразованию, несомненно существующему у всех (или почти у всех) видов.

Формирование новых видов протекает при естественной изменчивости организмов и при расхождении признаков. При этом очень часто расхождение признаков связано с вымиранием наименее приспособленных, промежуточных форм. Остающиеся формы при этих условиях ока-

зались в той или иной мере отличными. Между этими различающимися формами образовался того или иного характера разрыв (гиатус), что по существу дает достаточное обоснование для разграничения видов. Формы, составлявшие вид, таким путем стали самостоятельными видами. Как об этом говорил еще Дарвин, вымирание промежуточных форм только очертило оставшиеся формы, но никак их не создало.

Таким образом, процесс видообразования, проходящий внутри сложного вида через формообразование, мы рассматриваем в качестве одного из основных путей эволюции. При этом под формами мы понимаем группу особей с однообразными признаками, которые передаются по наследству. Естественно, что другие уклонения, происходящие часто под влиянием экологических условий и по наследству не передающиеся, не могут служить признаками для выделения особых форм или иных, подчиненных виду категорий.

Литература

Вага А. Я. 1952. Филема органического мира. Ботан. журн., 37, 5.
Васильевский Н. И. и Б. П. Каракулин. 1937. Паразитные несовершенные грибы, ч. 1. М.—Л.
Головин П. Н. 1956. Монографический обзор рода Leveillula Arnaud.(Мучнисто-росяные грибы — сем. Erysiphaceae). Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 10.
Зингер Р. 1940. О понятии вида у высших базидиальных грибов. Сов. ботаника, 5—6.
Комаров В. Л. 1940. Учение о виде растений. М.—Л.
Купревич В. Ф. 1940. О происхождении и эволюции паразитизма у грибов. Сов. ботаника, 5—6.
Купревич В. Ф. 1947. Физиология больного растения. Л.
Купревич В. Ф. 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Комаровские чтения, 5, Изд. АН СССР, М.—Л.
Курсанов Л. И., Н. А. Наумов, Н. А. Красильников, М. В. Горленко. 1954. Определитель низших растений. Т. 3. Грибы. М.
Мережковский К. 1909. Теория двух видов плазм. Уч. зап. Казанск. унив., 76.
Наумов Н. А. 1935. Определитель мукоровых (Mucorales). М.—Л.
Наумов Н. А. 1954. Флора грибов Ленинградской области. Вып. I. М.—Л.
Романкова А. Г. 1956. Биологические основы в изучении филогении грибов. Вестн. Ленингр. унив., 3, сер. биолог., 1.
Частухин В. Я. 1952. Распад растительных остатков и роль грибов в процессе почвообразования. Агробиология, 4.
Ячевские А. А. и Н. А. 1931. Определитель грибов. Т. 1. Фикомицеты. Л.
Ячевский А. А. 1927а. К вопросу о видообразовании у грибов. Матер. по микол. и фитопатологии, 6, 1.
Ячевский А. А. 1927б. Карманный определитель грибов. Вып. 2. Мучнисто-росяные грибы. Л.
Ячевский А. А. 1933. Основы микологии. М.—Л.

Ainsworth G. C. and G. R. Bisby. 1954. A dictionary of the fungi. Kew, Surrey.
Barnes B. 1952. Classification of the fungi. Nature, 170, 4337.
Barnes B. 1954. The classification of the lower fungi. Proc. Linn. Soc. Lond., 165, 1.
Becker G. 1956. Variation sur l'idèe d'espèce. Rev. mycol., 21, 1.
Bessey E. 1942. Some problems in fungus phylogeny. Mycologia, 34, 4.
Ciferri R. 1932. The criteria for definition of species in mycology. Ann. Mycol., 30, 1—2.
Ellison B. 1945. Elagellor studies on zoospores of some members of the Mycetozoa, Plasmodiophorales and Chytridiales. Mycologia, 37, 4.
Fischer Ed. 1916. Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung den parasitischen Pilzen. Verb. Schweiz. naturf. Ges., 98 Jahrsvers.
Gilman J. C. 1953. The pure culture in taxonomy. Mycologia, 45, 1.

Harper R. H. 1923. The species concept from the point view of a morphologist. Amer. Journ. Botany, 10, 5.
Josserand M. 1951. Remarques moroses sur la notion d'espèce en mycologie. Bull. Soc. mycol. France, 67, 4.
Luttrell E. S. 1951. Taxonomy of the Pyrenomycetes. Columbia, 24, 3.
Martens P. 1954. Evolution des cycles de développement chez les champignons. Rev. gén. bot., 61, 719.
Martin G. W. 1955. Are fungi plants? Mycologia, 47, 6.
Moreau F. 1954. Les tendenses actuelles de la systématique des champignons. Bull. Soc. bot. France, 101, 5—6.
Munk A. 1954. The bases of the systematic relationships of the Pyrenomycetes. Rapp. et Comm. Huitième congr. intern. bot., Sect. 18—20, Paris.
Ramsbottom J. 1954. The classification of fungi — general conclusion. Proc. Linn. Soc. Lond., 165, 1.
Savile D. 1955. A phylogeny of the Basidiomycetes. Canad. Journ. Botany, 33, 1.

М. А. ЛИТВИНОВ

О КРИТЕРИЯХ ВИДА У CHYTRIDIALES

Систематическое положение хитридиевых грибов, так же как и их филогенетическое происхождение, является весьма важным вопросом современной микологии, ожидающим своего окончательного решения.

Наличие в онтогенезе хитридиевых грибов стадии бесполой репродукции в форме жгутиковых зооспор с проявлением у последних наряду со специфическим, скачущим движением иногда и амебоидных особенностей дает основание склониться к мысли о возможных филогенетических связях этой группы низших грибов с простейшими организмами, близкими к бесцветным жгутиковым. Однако до сего времени не утратила своего значения и другая точка зрения, сформулированная еще в прошлом веке основателями микологии Де Бари (De Bary, 1884) и Брефельдом (Brefeld, 1889), рассматривающими хитридиевые грибы как производные высших Phycomycetes, которые под влиянием водных условий существования и паразитизма претерпели упрощение своей структуры. Де Бари и Брефельд, стоя на позициях монофилетического происхождения грибов, выводят хитридиевые из зеленых водорослей Siphonales.

По представлениям известного русского ботаника Хр. Гоби (1916), хитридиевые грибы выводятся из сем. *Pseudosporaceae* [*Pseudospora* Cnk., *Quasimonas* (=*Monas*) *amyli* Gobi] подкласса Amoeboidea Gobi отдела Protomorha Gobi .[1]

Другая группа ученых — Фиш (Fisch, 1884), Лагерхейм (Lagerheim, 1893), Лотси (Lotsy, 1907), Кузано (Kusano, 1912) и Григс (Griggs, 1912) — усматривает филогенетическую связь хитридиевых с Phyllobieae. Наконец данные изучения онтогенеза хитридиевых грибов, добытые в течение длительного времени различными исследователями — Данжар (Dangeard, 1889), Фишер (Fischer, 1892), Сербинов (1907), Аткинсон (Atkinson, 1909), Каверс (Cavers, 1915), Шерффель (Scherffel, 1925) и Спарроу (Sparrow, 1943), — свидетельствуют о связи отдельных групп хитридиевых грибов с Monadineae. Наблюдаемая простота организации хитридиевых

---

[1] Гоби считает неправильным рассматривать происхождение растений и, в частности, грибов от так называемых простейших животных (Protozoa). Само название Protozoa имеет слишком узкий характер, так как эти простейшие организмы лежат не только в основании филогении животных, но и растений. Следовательно, наряду с группой Protozoa необходимо было ввести параллельную группу Protophyta. Гоби (1916, стр. 9) предлагает эту таксономическую группу первичных простейших организмов, которые вначале не обладали никакими признаками различия, именовать протоморфными (Protomorpha) организмами, т. е. живыми простейшими формами, «которые являются как бы прообразами для всех остальных простейших животных и растений».

грибов немногими микологами объясняется как результат регрессивного процесса развития некоторых ранее сложно организованных форм грибов. В противоположность этому утверждению часть исследователей рассматривает простоту организации структуры хитридиевых грибов как выражение первичного свойства этой группы низших грибов, стоящей в основании филогенетических систем грибных организмов.

Чтобы достичь истинного представления о виде грибов порядка Chytridiales на уровне современных микологических знаний, необходимо в первую очередь определить его основные критерии.

Совершенно очевидно, что разграничение того или иного генеалогического ряда растительных форм на виды, реально существующие в природе, возможно выполнить при условии, что исследователь будет руководствоваться такими критериями вида, которые будут наиболее полно отражать существенные, в том числе и специфические, особенности всего комплекса морфолого-физиологических признаков, обеспечивающих определенное место данного вида в экономике природы.

По нашему мнению, такими критериями вида для Chytridiales могут явиться данные анализа их онтогенетического развития, которое совершается в определенной последовательности через ряд взаимосвязанных морфологических преобразований и сопутствующих им качественно различных физиологических стадий (в частности, стадий репродуктивного бесполого и полового воспроизводства и покоя).

Переходя к проблеме внутрипорядковой таксономии Chytridiales, мы должны отметить, что окончательная ее разработка не завершена, причем главным образом из-за различных подходов к пониманию основных критериев как высших, так и низших систематических категорий (включая вид). Не касаясь вопроса крупных таксонов и классификации грибов Chytridiales в целом, остановимся в настоящей статье на некоторых сторонах критериев вида рассматриваемой группы низших грибов, не давая всестороннего и исчерпывающего решения этого сложного для систематики вопроса.

В настоящее время все хитридиевые грибы (класс Archimycetes) на основе морфогенетической концепции о различном происхождении отдельных форм в зависимости от строения бесполых репродуктивных зооспор [1] разделяются на ряд более или менее четко отграниченных подгрупп, т. е. порядков. Хитридиевые грибы порядка Chytridiales, по современным представлениям, включают группу низших грибов, в онтогенезе которых наблюдается одна из важных стадий гаплоидного развития в форме образования задне-одножгутиковых зооспор.[2]

Специфические особенности прохождения онтогенетического развития хитридиевых грибов укладываются в основном в следующие типы (Сербинов, 1907; Sparrow, 1943; Whitten, 1944; Bessey, 1950; Koch, 1951; Moreau, 1954).

---

[1] В частности, происхождение Opisthomastigochytridiales (Uniciliata Gobi), обладающих зооспорами с одним задним жгутиком, выводится от *Monadineae*; Prosomastigochytridiales (Uniciliata Gobi) с зооспорами, имеющими один передний жгутик, — от *Leptomonas*; Dimastigochytridiales (Biciliata Gobi), обладающих двужгутиковыми зооспорами: (изоконте) — от Flagelles, *Pleuromonas*, *Proteromonas* и (гетероконте) — от *Amphimonas* и *Dinomonas*.

[2] Исключение составляют роды *Amoebochytrium* Zopf, *Sporophlyctidium* Sparrow и некоторые виды, у которых наблюдаются безжгутиковые зооспоры. (Отсутствие жугутиков у зооспор вышеуказанных родов хитридиевых грибов следует рассматривать как явление вторичного порядка).

1. Формы, развивающиеся в результате проникновения содержимого инцистированной зооспоры в субстрат в виде голой протоплазматической массы, облекающейся впоследствии оболочкой; эпибиотическая оболочка и ростковый проросток инцистированной зооспоры изолируются и разрушаются; возникшая эндобиотическая вегетативная структура целиком превращается в репродуктивный орган, физиологической особенностью которого является способность поглощения питательных веществ всей своей поверхностью, без участия специальных органов восприятия — ризоидальной системы (тип Olpidium).

2. Формы, развивающие ризоидальную систему, анатомически состоящую из центральной (утолщенной) оси и периферической (нитевидной) разветвленной части; содержимое инцистированной зооспоры по ростковому проростку проникает в плазму клетки субстрата и используется на образование репродуктивного органа и примыкающих к нему ризоидов; опустошенная эпибиотическая оболочка зооспоры разрушается (тип Entophlyctis).

3. Формы, сохраняющие в своем развитии инцистированную эпибиотическую зооспору, преобразующуюся в репродуктивный орган (содержимое зооспоры не проникает в клетку пораженного субстрата); ростковый проросток постепенно развивается в ризоидальную систему (тип Chytridium).

4. Формы, образующие эндобиотическую подспорангиальную апофизу, возникающую в результате проксимального увеличения развивающейся ризоидальной системы; вегетативная система обеспечивает существование эпибиотической инцистированной зооспоры, превращающейся в репродуктивный орган (спорангий) (тип Phlyctochytrium).

5. Формы, развивающие репродуктивный орган из эпибиотической инцистированной зооспоры, образующей также систему радиально расходящихся ризоидов; значительная часть вегетативного тела не примыкает к поверхности пораженного субстрата; моноцентрическое строение репродуктивной части является характерным этапом развития этого типа (тип Rhizidium).

В указанных пяти типах онтогенеза у первых двух инцистированная зооспора как бы прекращает свое существование, и дальнейшее вегетативное и репродуктивное развитие гриба совершается за счет проникшего в субстрат содержимого зооспоры; у трех последних типов инцистированная зооспора продолжает функционировать, постепенно превращаясь в репродуктивный орган гриба. Все указанные типы онтогенеза представляют, разумеется, лишь главные черты развития различных видов хитридиевых. Однако, помимо этих общих типов онтогенеза, существует множество их вариантов, при которых цикл развития хитридиевого гриба совершается несколько иначе, в частности: возникновению спорангия предшествует образование проспорангия; образование субспорангиальных утолщений может совершаться разными путями и т. д. Безусловно, эти частные различия в этапах онтогенетического развития хитридиевых грибов не говорят о наличии среди них глубокой разнокачественности, но свидетельствуют о существовании у них явных видовых отличий. Несмотря на сужение объема порядка Chytridiales, все же присутствие в нем вышеперечисленных пяти типов онтогенеза хитридиевых грибов позволяют нам полагать, что внутри данного порядка существуют формы грибов, имеющих достаточно глубокие, может быть даже в некоторой степени и разнокачественные отличия. Поэтому их критерии вида должны отражать существенные стороны конкретного типа онтогенеза,

т. е. формообразовательные и физиологические процессы, которые в конечном итоге приводят к возникновению репродуктивных и покоящихся органов. Признаки онтогенеза являются весьма ценными для суждения и практически для выявления реально существующих видов этой группы грибов в природе.

Нет сомнения, что один и тот же вид в резко различных условиях внешней среды, в частности местообитания (субстрата), может проявить некоторое разнообразие в прохождении своего онтогенеза. При использовании в качестве критерия вида особенностей (признаков и свойств) онтогенетического развития следует всегда убедиться, что они, во-первых, отражают наиболее существенные стороны всего цикла развития организма, во-вторых, выявлены в тех условиях среды, где исторически в процессе филогенеза формировались их наследственные основы, и, в-третьих, повторяются в последующих поколениях.

Для того чтобы оценить значение признаков онтогенетического развития гриба с целью выяснения его видовой принадлежности, необходимо, как указано выше, провести детальный анализ цикла его развития, но не как автономного процесса, а в связи с конкретными условиями окружающей среды и в первую очередь с органическим субстратом, служащим ему, как известно, главным источником питания. Биологические особенности организма являются также, как будет показано ниже, теми признаками вида, от изменений которых коррелятивно изменяются и другие признаки. Обособление вида хитридиевых грибов возможно на основе биологических особенностей лишь в том случае, когда оно будет раскрыто как закономерно сменяющиеся физиологические стадии в процессе онтогенеза гриба. Сравнительное изучение сменяющихся стадий и фаз онтогенеза различных форм хитридиевых грибов позволит рассматривать у них вид как историческое явление.

Прежде всего мы попытаемся изложить материал, касающийся различных признаков, выявленных при изучении онтогенеза хитридиевых грибов и составляющих в совокупности качественную специфику их вида.

В целях разработки естественной видовой систематики в первую очередь необходимо исследовать особенности структуры вегетативного тела в процессе формирования из его частей репродуктивного органа. Кроме того, важнейшим моментом в характеристике многих хитридиевых грибов является степень развития ризоидальной системы, выражающей уровень их поглотительной способности. У эукарпических форм элемент видовой характеристики ярко выступает в особенностях структуры и ветвления ризоидальной системы, в развитии ее главной оси, образовании апофизы и т. п. Размеры таллуса и возникающего в нем репродуктивного органа хотя и варьируют в зависимости от внешней среды, главным образом от субстрата, но большей частью все же имеют определенные границы. Степень доступности питательного субстрата оказывает влияние на размеры ризоидальной системы гриба. Нередко у эндофитных форм уменьшение размера вегетативных частей таллуса и репродуктивных органов зависит, с одной стороны, от размеров клеток пораженного субстрата, а с другой — от одновременного развития в клетке растения-хозяина ряда грибных индивидуумов одного и того же или разных видов. Однако у некоторых из них, в частности у *Chytridium lagenaria* Schenk, в различных пораженных водорослях (*Rhizoclonium*, *Spirogyra* и *Oedogonium*) спорангии имеют весьма неодинаковые размеры (Sparrow, 1943). Подобная же картина наблюдается у гриба *Endochytrium operculatum* (Wil-

deman) Karling, у которого размеры сферических по форме спорангиев колеблются от 5 до 140 μ, а грушевидных от 5×7 до 60×150 μ.

В развитии ризоидальной системы у хитридиевых наблюдаются две основные тенденции: 1) увеличение ее экстраматрикальных частей с значительным расширением площади поражаемого грибом субстрата, 2) редукция экстраматрикальных частей с направлением перехода от экто- к эндопаразитизму, к внутриклеточному обитанию. Процесс развития проростка и ризоидальной системы в целом весьма характерен не только для родовых, но и для видовых таксономических категорий. Некоторые хитридиевые развивают даже характерные ризоиды, имеющие, несомненно, видовую значимость, как например у *Chytridium versatile* Scherffel — паразита диатомовой водоросли. Экстраматрикальный проросток, поддерживающий спорангий и выступающий из створки водоросли, иглообразный и весьма гибкий.

Большое систематическое значение в работах последнего десятилетия (Whiffen, 1944) придается общей структуре хитридиевых (моноцентрические и полицентрические структуры). В настоящее время голокарпические виды хитридиевых грибов не рассматриваются как формы, более примитивные и нижестоящие по филогенезу, чем моноцентрические эукарпические формы. Накапливается все больше данных, свидетельствующих, что первые формы грибов произошли от вторых путем утраты ризоидального (или гаусториального) аппарата в связи с условием их обитания как паразитов внутри клеток субстрата. Вид *Phlyctidium brevipes* (Atkinson) Minden образует проросток настолько короткий, что он едва проникает в оболочку растения-хозяина (*Spirogyra*). Однако у всех других 11 видов проросток хорошо развивается и проникает через оболочку внутрь клетки субстрата. Весьма специфично дальнейшее развитие проростка у *Diplophlyctis intestina* (Schenk) Schroeter — паразита на водоросли *Nitella*. Здесь проросток в клетке субстрата превращается в своеобразный проростковый пузырек (Germsphere — по Цопфу), в который проникает содержимое инцистированной зооспоры. Примечательно, что оставшаяся пустая оболочка зооспоры не сохраняется и быстро исчезает. Образовавшийся проростковый пузырек даст начало ризоидам, один из которых в месте отхождения от пузырька утолщается до апофизы. Ризоиды продолжают далее развиваться, а проростковый пузырек превращается в спорангий, который в период созревания при помощи образующегося хоботка-канальца прокалывает оболочку клетки растения-хозяина. Через этот выводной каналец созревшие зооспоры выходят наружу. Зооспоры проявляют характерное для данного вида, хорошо заметное амебоидное движение. Зимой проростковый пузырек, как правило, превращается в покоящуюся спору. Только еще у одного вида этого рода, *D. laevis* Sparrow, наблюдается сходное развитие спорангия.

Не менее характерен как видовой признак способ образования спорангия у известного *Urophlyctis alfalfae* (Lagerheim) Magnus, обитающего на различных видах *Medicago* (корнях и нижних частях стеблей). Проросток гриба проникает в клетки эпидермиса растения, превращаясь там в многоядерное образование. Периферийные ядра перемещаются в возникающие при этом тонкие тяжеподобные выросты. Последние, постепенно расширяясь, в терминальной части образуют так называемые турбинатные клетки. В этих одноядерных клетках происходят повторные деления ядра. Вокруг турбинатных клеток возникают группы нитевидных коротких веточек, играющих роль гаусториев. Дальнейшее увеличение основного многоядерного образования, куда переходит и

содержимое турбинатных клеток, приводит к возникновению покоящейся споры. При прорастании покоящаяся спора дает 15 и более спорангиев, освобождающих одножгутиковые зооспоры через удлиненные выводные хоботки (канальцы).

В качестве примера видовой особенности можно сослаться на характер развития спорангия и зооспор у гриба *Physoderma maculare* Wallroth. Прорастающая на субстрате зооспора этого вида, постепенно увеличиваясь, становится спорангием, напоминающим в целом по своему циклу развития образование спорангия у рода *Rhizophydium*. При этом после того как зрелые зооспоры выходят через выводной сосочек, в спорангии вновь могут возникнуть зооспоры; подобный процесс может повторяться до 3—4 раз.

Более высокую ступень развития ризоидальной системы и характера репродуктивного органа можно наблюдать у *Polyphagus euglenae* Nowakowski. После инцистирования зооспора этого вида вскоре (через 2—3 часа) образует крупные ризоиды, расходящиеся радиально. Объем инцистированной зооспоры при этом увеличивается в 5—6 раз. Ризоиды, ветвясь, поражают до нескольких десятков эвглен. Из тела инцистированной зооспоры возникает удлиненный (до 275 μ) протоплазматический пузырь, в который постепенно переходит все содержимое зооспоры. Таким образом инцистированная зооспора превращается в проспорангий, а появившийся на ней удлиненный мешковидный пузырь становится спорангием. В последнем заканчивается формирование вполне обособленных зооспор с направленным назад одним жгутиком, которые выходят наружу через апикально расположенную пору или, реже, через широкое отверстие, образующееся при растворении оболочки спорангия.

Весьма специфичное развитие спорангия наблюдается и у *Entophlyctis bulligera* (Zopf) Fischer, у которого зооспора, подобно зооспоре *Diplophlyctis intestina* (Schenk) Schroeter, дает начало образованию эндобиотического проросткового пузырька, превращающегося в спорангий. Однако сама зооспора не исчезает, а сохраняется на поверхности субстрата в виде хорошо очерченного узелка. Образовавшийся спорангий освобождает свои зооспоры через удлиненный хоботок (выводной каналец). При прослеживании онтогенеза видно, что процесс образования спорангия у различных видов одного и того же рода совершается весьма разнообразно, в частности в роде *Synchytrium*. У видов *S. taraxaci* Bary et Woronin, *S. fulgens* Schroeter и *S. decipiens* Farlow вегетативное эндобиотическое тело превращается в сорус спорангиев, в то время как у *S. endobioticum* (Schilb.) Perc., *S. succisiae* De Bary et Woronin и *S. stellariae* Fuckel вначале вегетативное тело превращается в просорус, а затем возникает сорус спорангиев. Таких примеров, когда признаки онтогенеза, т. е. индивидуального развития, наряду с другими морфологическими и биологическими признаками могут иметь существенное значение для разграничения видов, можно привести достаточное количество.

Как известно, зооспоры порядка Chytridiales в целом характеризуются наличием одного жгутика, прикрепленного сзади. Однако у видов рода *Olpidiomorpha* Scherffel жгутик субапикально прикреплен сбоку, волочащийся, а у видов *Sphaerita* Dangeard жгутик — передне-прикрепленный, но имеющий заднее направление. Наконец у видов *Amoebochytrium* Zopf, *Sporophlyctis* Serbinow и *Sporophlyctidium* Sparrow зооспоры совсем не имеют жгутика. Выяснение вопроса, где и каким образом формируется жгутик у зооспор, имеет немаловажное значение для критериев вида. Так, например, у *Rhizophydium goniosporum* Scherffel, *Phlyctochyt-*

Типы прорастания летних спорангиев и зимних цист у видов рода *Synchytrium*. (По Kusano, 1930)

Вид *Synchytrium*	Характер прорастания	
	летнего спорангия	зимней цисты (споры)
S. endobioticum (Schilb.) Perc.	Экзогенно с сорусом.	Эндогенно без соруса.
S. taraxaci De Bary et Woronin	Эндогенно с сорусом.	То же.
S. fulgens Schroet.	То же.	Экзогенно с сорусом.
S. aureum Schroet.	—	То же.
S. puerariae Miy.	Эндогенно с сорусом.	—
S. decipiens Farl.	То же.	—

rium planicorne Atkinson, *Ph. bullatum* Sparrow и некоторых других образование жгутика у зооспор происходит еще в период их пребывания в спорангии, и при выходе из него зооспоры уже обладают хорошо сформировавшимися жгутиками. Наоборот, у *Chytridium Schenkii* Scherffel жгутик образуется у зооспоры после ее выхода из спорангия наружу, в период начального покоя, вблизи отверстия спорангия. Интересно заметить, что у родственного предыдущему виду *Ch. oedogonii* Couch подобного образования жгутика у зооспор не наблюдается. У этого вида, так же как у *Rhizophydium carpophilum* (Zopf) Fischer, жгутик спирально закручен, подобно часовой пружинке, вокруг тела зооспоры, выходящей из спорангия. Во время покоя зооспор у отверстия спорангия жгутик у них выпрямляется и начинает активно функционировать как орган движения. Подобная картина образования жгутика у зооспор наблюдается еще и у *Chytridium nodulosum* Sparrow.

Для систематики не меньшее значение имеют также особенности выхода зооспор из спорангия наружу. У *Rhizidium mycophilum* Braun зооспоры освобождаются из спорангия в виде компактной полусферической массы. Вскоре они приобретают ограниченную подвижность, «копошась» в кучке близ отверстия спорангия, и лишь затем постепенно расходятся во все стороны. В настоящее время получены некоторые данные, говорящие о том, что в процессе коллективного «роения» зооспор этого вида у них постепенно формируются жгутики. У вида *Nowakowskia hormothecae* Borzi зооспоры, вышедшие из спорангия, тесно сгруппированы в сферические массы, напоминающие внешне *Volvox*.

Не останавливаясь подробно на характере движения зооспор (скачущее, скользящее, амебоидное, вращающееся и т. д.) как на видовом признаке, следует указать, что, несомненно, большое значение в качестве критерия имеют способ высвобождения зооспор из спорангия и последующий этап их развития. Так, например, у *Rhizophydium Couchii* Sparrow на оболочке спорангия во время созревания зооспор намечаются несколько утончающихся участков. Возникающее внутриспорангиальное давление способствует образованию на этих местах нескольких тупых сосочков, из которых только один открывается и становится выводным отверстием. Этот вид всегда строго однопоровый. Иная картина наблюдается у *Rh. pollinis-pini* (Braun) Zopf, спорангии которого открываются несколькими мелкоточечными порами. У *Diplophlyctis laevis* Sparrow наружная оболочка короткого выводного канальца разрушается еще задолго до начала освобождения зооспор из спорангия [этим он отличается от *D. intestina* (Schenk) Schroeter], однако оболочка сосочка остается все же хорошо очерченной. У вида *Rhizosiphon crassum* Scherffel оболочка верхушки

выводного канальца постепенно утончается до весьма тонкой перепонки, отделяющей содержимое спорангия от внешней среды до полного созревания в нем зооспор. У *Rhizidiomyces apophysatus* Zopf созревающий спорангий образует длинный хоботок-каналец, на конце которого возникает шаровидное вздутие; в этом вздутии (фактически спорангии) формируются зооспоры, которые освобождаются наружу через прорыв его оболочки. Для *Sphaerita endogena* Dangeard также весьма характерно, что зооспоры у него освобождаются путем разрыва оболочек спорангия и водоросли-хозяина (*Euglena*).

Не менее важно выяснить в онтогенезе Chytridiales, что именно, помимо спорангия, участвует в формировании зооспор. Это обстоятельство также может иметь значение для видовых критериев. Например, у *Phlyctochytrium stellatum* H. E. Petersen в образовании зооспор принимают участие экстра- и эндоматрикальные части гриба, в частности спорангий и апофиза, в то время как у родственного *Ph. aequale* Atkinson, так же как и у *Rhizidiomyces apophysatus* Zopf, апофиза непосредственно не участвует в формировании зооспор.

В порядке Chytridiales зооспоры освобождаются из спорангия через выводной каналец, сосочек, пору или через образовавшийся разрыв оболочки спорангия; эта серия хитридиевых отнесена Спарроу (Sparrow, 1943) к так называемым беспокрышечным формам — Inoperculatae. У других хитридиевых спорангии открываются посредством крышечки; эта серия отнесена к покрышечным формам — Operculatae. Крышечки у различных видов хитридиевых грибов могут возникать непосредственно на поверхности спорангия, на верхушке выводного канальца или сосочка. Например, у некоторых видов, а именно у *Karlingia rosea* (Bary et Wor.) Johanson и *Catenomyces persicinus* Hanson, крышечки возникают внутри выводного канальца на некотором расстоянии от его свободного конца. Следует отметить, что сама крышечка, безусловно, является строго наследуемым и весьма важным морфологическим элементом структуры хитридиевого гриба. Помимо структуры крышечки, и характер ее раскрывания имеет важное видовое систематическое значение у хитридиевых. Так, например, у видов *Endochytrium ramosum* Sparrow и *Chytridium perniciosum* Sparrow крышечка как бы прикреплена на шарнирах к отверстию спорангия. Крышечки у различных видов хитридиевых имеют весьма разнообразные очертания и строение. Так, у *Chytridium sphaerocarpum* Dangeard она весьма тонка, а у близкого к нему вида *Ch. perniciosum* Sparrow она достаточно утолщена. Как известно, у представителей Inoperculatae на спорангии возникают выводные канальцы. Степень их развития иногда у одного и того же вида может быть различной. Например, у *Olpidium vampyrellae* Scherffel и *Diplophlyctis laevis* Sparrow выводные канальцы обычно короткие; однако в отдельных случаях канальцы могут достигать значительной длины, если они направлены к наружным стенкам клеток субстрата (растения-хозяина). Длина выводных канальцев у этих грибов подвержена большим колебаниям и не может служить видовым признаком. У *Catenaria anguillulae* Sorokin длина его может колебаться от 10 до 250 μ.

Более устойчивый видовой признак у Chytridiales — число возникающих канальцев или сосочков. Эндофитные формы в процессе всего онтогенеза обычно образуют один выводной каналец; исключением в этом отношении является *Pleotrachelus fulgens* Zopf, образующий несколько выводных канальцев. Другие виды рода *Pleotrachelus* Zopf имеют не более одного-двух выводных канальцев. Принято обычно считать, что эндо-

генное развитие спорангия у видов *Olpidium* A. Braun должно всегда сопровождаться образованием у них выводных канальцев для освобождения зооспор. Во всех справочниках и руководствах в диагнозе рода *Olpidium* указано, что спорангии видов этого рода обладают выводным канальцем различной длины, в зависимости от глубины залегания гриба в клетках субстрата. Однако у *O. salicorniae* Němec и *O. majus* Cook наблюдается почти полное отсутствие выводных канальцев (например, споры у прорастающих цист высвобождаются через щелевидные отверстия).

Интересны также некоторые видовые особенности, наблюдаемые в отношении количества зооспор, возникающих в спорангии. Так, например, у *Endochytrium operculatum* (Wildeman) Karling замечаются значительные колебания в числе зооспор, образующихся в отдельных спорангиях: в небольших спорангиях их формируется не более 20—30, а в крупных — тысячи. Однако у вида *Rhizophlyctis Petersenii* Sparrow, по данным Гаскинса (Haskins, 1939), в спорангии образуется до 70 000 зооспор.

Структура зооспор хитридиевых грибов также имеет определенное видовое значение. Плазма зооспор обычно блестящая, гомогенная, содержит несколько маленьких, резко преломляющих свет зерен, или капелек, или крупную глобулу. Как известно, такое строение зооспор послужило основанием для именования их «Chytridineae» от греческого слова «chytridion», что означает капелька. Однако для *Olpidium vampyrellae* Scherffel характерно отсутствие этих капель у зооспор и, наоборот, у *Catenaria anguillulae* Sorokin и *Septolpidium lineare* Sparrow плазма зооспоры содержит значительное количество глобул. Карлинг (Karling, 1937b) показал, что глобула зооспор имеет сложные структуру и состав у различных видов хитридиевых грибов.

Следующими критериями вида в онтогенезе грибов порядка Chytridiales могут служить данные их полового размножения. Нужно отметить, что половой процесс у большинства хитридиевых неизвестен. Таллусы (вегетативные тела) гаплоидны, и только покоящиеся споры (или цисты) диплоидны. Впервые Кузано (Kusano, 1912) наблюдал у *Olpidium viciae* Kusano изогамную планогамию гамет (зооспор). Позже Куртис (Curtis, 1919) показал наличие подобного полового процесса у вида *Synchytrium endobioticum* (Schilbersky) Percival с образованием двужгутиковой планозиготы. У первого вида слияния ядер в планозиготе не происходит, у второго она наступает моментально. Таким образом, при внешнем сходстве полового процесса тщательный анализ индивидуального развития дает все же возможность выявить специфические видовые особенности и в процессе изогамной планогамии зооспор. Однако, несмотря на известную простоту полового процесса у хитридиевых грибов, этот процесс у них выявляется в разнообразных формах. В основном у хитридиевых он может быть представлен в следующих трех основных вариантах: 1) слияние двух подвижных зооспор (гамет); 2) слияние двух индивидуумов, прикрепленных к субстрату или находящихся внутри его; 3) слияние двух индивидуумов при помощи их ризоидов. Таким образом, при изучении онтогенеза хитридиевых грибов можно убедиться в значительном разнообразии форм полового процесса, в принципе укладывающегося в эти три схемы, имеющие, несомненно, видовую специфику. Например, в одном роде *Olpidium* (Braun) Rabenhorst можно наблюдать у разных видов различные формы полового процесса. У *Olpidium viciae*, как указано выше, наблюдается слияние двух зооспор (гамет), в то время как у *O. radicale* Schwartz et Cook происходит слияние двух особей, находя-

щихся в одной клетке хозяина (субстрата). Одноядерные особи вначале контактируются посредством небольшого клюва канальца, а затем сливаются и их цитоплазма и ядра. В результате возникает покоящаяся спора (циста). У *Phlyctidium eudorinae* Gimesi циста возникает после терминального или бокового слияния двух изогамет. У других видов рода *Phlyctidium* покоящиеся споры, расположенные экстраматрикально, по-видимому, возникают без предварительного полового процесса. Только в результате онтогенетического анализа удается у исследуемого вида гриба выявить эту существенную сторону его видовой специфики.

У небольшого числа представителей весьма сложного и многочисленного по количеству видов рода *Rhizophydium* Schenk наблюдается половой процесс, о чем иногда в некоторых определителях и даже учебниках и не упоминается. У каждого из этих видов половой процесс протекает своеобразно и в известной мере для него типичен. Разумеется, у всех конечный результат полового процесса выражается в образовании покоящейся цисты. При прослеживании цикла развития этих грибов можно обнаружить важные признаки, имеющие существенное значение для выявления реальных видов как естественных звеньев живой природы.

Половой процесс отмечен для следующих трех видов этого большого рода: *Rh. goniosporum* Scherffel, *Rh. Couchii* Sparrow и *Rh. ovatum* Couch. Наиболее ярко половой процесс протекает у *Rh. goniosporum.* К хорошо развившемуся из зооспоры эпибиотическому таллусу непосредственно прикрепляется другая зооспора — мужская гамета. Вскоре содержимое мужской гаметы переходит в развившийся таллус (представляющий женскую гамету). Возникает толстостенная покоящаяся спора с прикрепленной сбоку пустой оболочкой малой (мужской) гаметы. У *Rh. Couchii* половой процесс совершается несколько иначе. На поверхность водоросли *Spirogyra* sp. одновременно оседают от 4 до 10 пар зооспор, вначале абсолютно идентичных по размеру и строению. Однако одни зооспоры (женские гаметы) увеличиваются интенсивно, другие явно задерживаются в развитии. В местах соприкосновения больших и малых гамет возникает короткий каналец, через который содержимое мужской гаметы переходит в женскую. К возникшей покоящейся споре сбоку примыкает прикрепленная оболочка мужской гаметы. У *Rh. ovatum* (на водоросли *Stigeoclonium*) прикрепляющаяся зооспора (мужская гамета) образует заметно развитые ризоиды. Через некоторое время другая (таких же размеров) зооспора (женская гамета) прикрепляется к верхней части мужской гаметы. Женская гамета в течение всего развития не прикасается к субстрату и поэтому не образует ризоидов. Развиваясь, женская особь (верхняя) быстро увеличивается в размере и обгоняет в развитии мужскую особь. Затем ядро мужской клетки переходит в женскую (гетерогамия) и последняя превращается в толстостенную покоящуюся цисту. Таким образом, у *Rh. ovatum* питание осуществляется через мужскую гамету и его ризоидальную систему.

У каждого вида этого рода, у которого наблюдается половой процесс, при онтогенетическом анализе можно выявить своеобразные детали слияния мужской и женской гамет, и эти особенности будут в известной мере характерными для данного вида. Вместе с тем общая картина полового процесса для всего рода *Rhizophydium* в основном сохраняется у всех видов. Следует отметить, что во многих определителях эти детальные подробности полового процесса в описании видовых диагнозов опускаются, несмотря на то, что они имеют весьма важное значение при разграниче-

нии близко родственных форм; подчеркиваются чисто формальные признаки, не имеющие существенного значения в жизни данного вида.

Весьма своеобразно протекает половой процесс у *Sporophlyctis rostrata* Serbinow, у которого содержимое более крупной клетки проникает в малую, играющую роль женской клетки. Специфично проходит половой процесс у *Phlyctorhiza endogena* Hansen, у которого ризоиды, отходящие от проростка, свободно ветвясь, анастомизируют между собой. Проксимальные части этих ризоидных ветвей образуют зооспорангий, располагающийся под расходящимися веточками. Содержимое спорангия через иноперкулятный сосочек переходит в тонкостенный пузырек, где зооспоры, приобретая активное движение, выходят во внешнюю среду. У *Diplophlyctis intestina* (Schenk) Schroeter также наблюдается прохождение полового процесса, присущего только данному виду. Ризоид мужской особи не контактирует с ризоидом женской особи, как это можно обычно наблюдать у других хитридиевых грибов, а сливается с ее вегетативным телом (таллусом).

Как известно, у видов рода *Chytridium* ранее никто не наблюдал полового процесса. Кох (Koch, 1951), изучая поражение на *Vaucheria geminata*, обнаружил, что гриб, очень сходный с *Chytridium Schenkii*, обладает в цикле развития половым процессом. Тщательно исследуя онтогенез этого гриба, Кох выделил его в самостоятельный вид — *Chytridium sexuale* Koch. Развитие полового процесса у данного вида протекает своеобразно. Содержимое инцистированной мужской особи вначале переходит через проросток в дистальную расширенную часть женского слоевища, потом в эндобиотическое вздутие, после чего покрывается утолщенной оболочкой.

Из видовых признаков онтогенетического развития хитридиевых грибов мы считаем необходимым обратить внимание на скорость прорастания покоящейся споры. Так, например, у видов *Rhizidium mycophilum* Braun и *Polyphagus euglenae* Nowakowskii период покоя длится не менее месяца (а иногда и более), в то время как у *Rhizophydium ovatum* Couch покоящиеся споры могут прорастать через 2—5 суток после их образования. Также важно проследить развитие покоящейся цисты у различных хитридиевых. Она может непосредственно превращаться в спорангий либо в сорус спорангиев или вначале функционировать как проспорангий либо как просорус спорангиев; быть эндо- или экстраматрикальной; возникать в специальном репродуктивном органе, апофизе, утолщении ризоидов и т. п., причем эти признаки большей частью бывают весьма характерными для конкретных видов. Так, например, характерная для *Rhizidium mycophilum* Braun покоящаяся циста превращается в проспорангий, а у *Synchytrium anemones* Bary et Woronin, *S. mercurialis* Fuckel, *S. fulgens* Schroeter— в просорус спорангиев. Прямое превращение покоящейся цисты в спорангии наблюдается у *Rhizophydium messanense* Morini, *R. transversum* (Braun) Rabenhorst, *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Pers., *S. stellariae* Fuckel, *S. succisae* Bary et Woronin, *Cladochytrium replicatum* Karling. У многих других хитридиевых покоящаяся циста также вначале преобразуется в проспорангий, как это имеет место, например, у таких широко известных видов, как *Entophlyctis vaucheriae* (Fisch) Fischer. У видов *Micromyces zygogonii* Dang. и *M. longispinosus* Couch из покоящейся цисты возникает сорус спорангиев.

Заканчивая анализ онтогенетического развития грибов порядка Chytridiales, мы обращаем внимание на то, что отмеченные нами выше

особенности в цикле развития их являются характерными для вида. Родовые признаки онтогенеза лишь накладывают известный общий отпечаток на цикл развития вида, но, как мы показали на многочисленных примерах, они не снимают при этом специфических, присущих данному конкретному виду особенностей его онтогенетического развития. Различные признаки в онтогенезе у разных видов одного и того же рода доказывают лишь их известную обособленность, обусловленную разной ступенью их эволюционного развития в пределах рода.

В природе онтогенетическое развитие большинства видов порядка Chytridiales приурочено к определенным субстратам (т. е. питающим растениям). Так как хитридиевые являются гетеротрофными организмами, вид у них должен определяться в значительной степени их специализацией к субстрату.

Наличие сходства морфологических и физиологических стадий в цикле развития различных форм грибов, обитающих на разных субстратах, не всегда свидетельствует о видовом их тождестве. Следует учесть, что взаимосвязь видов хитридиевых как гетеротрофов с субстратом чрезвычайно велика и не может не иметь значения в суждении о критериях вида этих грибов. В отличие от многих других групп микроскопических грибов, вид у хитридиевых грибов не характеризуется признаками колониального роста. Значительная автономность существования особи является характерной чертой приспособительных особенностей грибов порядка Chytridiales. Таким образом, вид у хитридиевых грибов определяется характером онтогенеза особи и ее отношением к субстрату.

Процесс эволюционного развития Chytridiales, безусловно, должен был совершаться в связи с общим преобразованием органического мира, который является важнейшим источником существования (питания) этих грибов. В естественных условиях наблюдается значительное разнообразие в отношении способов питания у хитридиевых грибов. Они проявляют высокую степень постоянства в части своего пространственного положения к субстрату (растению-хозяину). Формы эндобиотические с репродуктивными органами внутри клеток хозяина резко отличаются от экзобиотических, у которых репродуктивные органы развиваются вне клеток субстрата и на разном уровне от их оболочек. Интербиотические формы хитридиевых грибов также постоянны. Однако это строгое постоянство не распространяется на приуроченность хитридиевых к субстрату (питающему растению).

Еще И. Л. Сербинов (1907) наблюдал у этих грибов все переходы от обязательного (облигатного) паразитизма до обычного сапрофитизма. Более того, он пришел к выводу, что хитридиевые грибы являются факультативными паразитами и что среди них нет представителей облигатного паразитизма. Можно согласиться с тем мнением, что значительная часть хитридиевых грибов в определенных условиях развития обеспечивает свое существование сапрофитным питанием. Так как их обычное состояние в природе все же — паразитизм, то они являются факультативными сапрофитами. Следует заметить, что практически у хитридиевых грибов трудно разграничить существующие у них два способа питания, потому что у многих из них на разных стадиях развития наблюдаются многочисленные варианты, переходы и сочетания паразитизма и сапрофитизма. У сапрофитных форм дифференциация их на отдельные группы или виды более сложна, чем у паразитных, и они показывают большую вариабильность в пространственном расположении таллуса по отношению к субстрату. Иногда почти невозможно точно разграничить эндо-

и экзогенную природу исследуемого сапрофитного вида хитридиевого гриба. Несмотря на отрицание многими микологами приуроченности к субстрату сапрофитных форм грибов, специализация у хитридиевых в отношении субстратов является достаточно характерным биологическим свойством. При решении проблемы вида у хитридиевых грибов большое значение имеет раскрытие преемственной связи между природой внешней среды (субстрата) и формообразованием, наблюдаемым у гриба в процессе его индивидуального развития.

Для того чтобы выявить и описать истинные виды (т. е. такие, которые реально существуют в природе), следует принять во внимание в первую очередь лишь те специфические особенности строения и функции, благодаря которым данные формы грибов существуют в окружающей среде. У хитридиевых грибов установление вида возможно лишь при учете характера естественного субстрата их обитания и выявляемых морфологических признаков в цикле онтогенетического развития. В некоторых случаях комбинация этих признаков недостаточна для видовой характеристики, ибо они четко не очерчивают объем вида как определенный этап эволюции и не обозначают систему генеалогически соподчиненных ему форм (т. е. разновидности и т. п.). В комплексе выявляемых признаков одни могут иметь ведущее, а другие второстепенное значение для характеристики вида. Как известно, еще Дарвин в свое время отмечал, что некоторые признаки выражают индивидуальные особенности организма и поэтому не могут иметь серьезной таксономической значимости для вида. Несомненно, что коррелятивные признаки, в частности те из них, которые обеспечивают существование вида в конкретных условиях внешней среды, имеют наиболее важное значение для естественной (видовой) систематики. Хитридиевые грибы из порядка Chytridiales по отношению к субстрату подразделяются на формы узкоспециализированные, паразитирующие на одном хозяине, и многоядные, поражающие несколько хозяев — растений или животных. В качестве примера первых из рода *Synchytrium* могут служить *S. endobioticum* (Schilb.) Per., *S. taraxaci* Bary et Woronin, а вторых — *S. aureum* Schroeter и *S. globosum* Schroeter.[1] В самом большом и сложном роде *Rhizophydium* Schenk имеется вид *Rh. globosum* (Braun) Rabenhorst, паразитирующий на *Closterium* sp. и *Navicula* sp. (Cohn, 1853), *Oedogonium rivulare* (Braun, 1855), *O. tumidulum* (Braun, 1856), *Closterium lunula*, *Penium digitus* и *Pinnularia viridis* (Schroeter, 1885), *Pleurotaenium trabecula*, *Closterium* sp. и *Staurastrum* sp. (Cejp, 1933), *Penium digitus*, *Pleurotaenium trabecula*, *Genicularia* sp. и *Spirotaenia* sp. (Сербинов, 1907), *Spirogyra* sp. (Atkinson, 1894), *Ulothrix* sp. (Cook, 1932). Еще Фишер (Fischer, 1892) ставил вопрос о том, как рассматривать этот вид: как многоядный организм или как сборный. Он все же считал, что, пока не будут обнаружены какие-либо морфологические отличия, этот вид нельзя разбивать на ряд видов. Другой вид этого рода — *Rh. sphaerocarpum* (Zopf) Fischer — паразитирует на *Spirogyra*, *Mougeotia* и *Oedogonium* (Zopf, 1884), *Mougeotia genuflexa* (Wildeman, 1890), *M. parvula* (Atkinson, 1909), *M. sphaerocarpa* и *Mougeotia* sp. (Graff, 1928), *Oedogonium* sp. (Skvortzow, 1925), *Spirogyra* sp. и *Gonatonema* sp. (Tokunaga, 1934). В то же время многие из *Rhizophydium* развиваются на одном хозяине; в частности, *Rh. Brauni* (Dang.) Fischer паразитирует лишь на *Apiocystis Brauniana*, а *Rh. granulosporum* Scherf-

[1] По данным В. И. Потлайчук (1951), *S. endobioticum* в экспериментальных условиях способен, помимо картофеля, поражать и других представителей сем. Пасленовых.

fel — только на *Tribonema bombycina*. Узкоспециализированными являются некоторые виды грибов из рода *Rozella* Cornu, паразитирующие на пресноводных Phycomycetes, в основном разграничивающиеся по растениям-хозяевам. Так, например, *Rozella monoblepharidis-polymorphae* Cornu паразитирует в гифах *Monoblepharidis polymorpha*, *R. rhipidii-spinosi* Cornu — в спорангиях *Araispora spinosa*, *R. blastocladiae* (Minden) Sparrow — в спорангиях и незрелых покоящихся спорах (?) *Blastocladia Pringsheimii*. Из рода *Physoderma* Wallroth вид *Ph. zeae* Shaw паразитирует на кукурузе, *Ph. menthae* Schroeter — на *Mentha aquatica*, *Ph. menyanthis* Bary — на *Menyanthes trifoliata* и т. д.

Следовательно, виды из порядка Chytridiales далеко не равноценны, если их рассматривать с точки зрения степени приспособления к различным субстратам как источникам питания.

На основе изучения особенностей онтогенеза, морфологии, строения и специализации хитридиевых представляется возможным внутри порядка Chytridiales выделить три группы грибов, каждая из которых характеризуется следующими основными признаками.

I. Группа форм грибов, разграничивающихся главным образом признаками онтогенетического развития (с характерным для вида процессом формирования отдельных структур и прохождения этапов цикла развития):

Iа) обитающие на различных субстратах (растениях-хозяевах),

Iб) обитающие на одном и том же субстрате.

II. Группа форм грибов, разграничивающихся главным образом внешними признаками (морфологии и строения):

IIа) обитающие на различных субстратах,

IIб) обитающие на одном и том же субстрате.

III. Группа форм грибов, не разграничивающихся (посредством современных методов исследования) ни по особенностям онтогенетического развития, ни по внешним признакам (строения и морфологии), но обитающие на разных субстратах и различающиеся между собой биофизиологическими особенностями — приуроченностью к определенному растению-хозяину.

Рассмотрим теперь, какая же категория признаков характеризует реально существующие в природе виды? Каковы критерии вида у грибов порядка Chytridiales? Какие формы хитридиевых грибов относятся к подчиненным виду систематическим единицам?

Приведенный выше анализ строения и развития хитридиевых грибов позволяет нам дать следующие ответы на поставленные вопросы. Придерживаясь точки зрения, что наиболее важным критерием для систематики Chytridiales являются признаки различия в онтогенезе, свидетельствующие об известной самостоятельности происхождения этих форм грибов, мы считаем первую подгруппу организмов (Iа), различающихся по онтогенезу и приуроченности к растению-хозяину, видами, стоящими на рубеже образования нового рода (происходит становление вида с качеством нового рода). Последующие три подгруппы форм грибов (Iб, IIа и IIб) также представляют самостоятельные виды, однако стоящие на разном уровне видового обособления. Несомненно, что формы, различающиеся по морфологии и обитающие на различных субстратах (IIа), — более «совершенные» виды по сравнению с формами двух других подгрупп (Iб и IIб). Но все же следует иметь в виду, что на одном и том же хозяине могут паразитировать абсолютно разные виды грибов. Например, на *Cladophora glomerata*: *Catenaria sphaerocarpa*, *Entophlyctis*

confervae-glomeratae, *E. maxima*, *Olpidium entophytum*, *Rhizophydium macrosporum*; на *Draparnaldia glomerata*: *Rhizophydium mammillatum*, *Sporophlyctis rostrata*; на *Vaucheria geminata*: *Chytridium pyriforme*, *Entophlyctis rhizina*, *E. Woronichinii*, *Olpidium entophytum*; на *Spirogyra crassa*: *Catenaria sphaerocarpa*, *Chytridium aggregatum*, *Cladochytrium replicatum*, *Entophlyctis bulligera*, *E. confervae-glomeratae*, *Phlyctochytrium lagenaria*, *Rhizophydium rostellatum* и т. д.

Принимая, что эволюция паразитизма хитридиевых грибов идет от многоядности к узкой специализации, мы считаем, что у сложных многоядных видов совершается процесс постепенного «распада» (расхождения) на более или менее приуроченные к определенным видам растений-хозяев разновидности, которые, по мнению В. Л. Комарова (1901, стр. 78), имеют «тенденцию передавать свои свойства по наследству». В связи с эволюцией растения-хозяина эволюционирует и обитающий на нем гриб-паразит. Таким образом, процесс специализации Chytridiales к субстратам представляет собой основной путь их формо- и видообразования. Исходя из этой точки зрения, формы грибов последней группы (III) мы рассматриваем как главный исходный материал для процесса видообразования. Среди этих морфологически сходных форм грибов, обитающих на разных субстратах, могут быть такие, у которых специализация зашла столь далеко, что попытка экспериментального заражения ими всего круга растений, ранее поражавшихся этим видом гриба, не удается (при проведении заражения растений в обычных условиях внешней среды, при которых полностью совершается нормальный онтогенез гриба-паразита). Такое биологическое обособление форм грибов указывает на появление новых видов. Если в специализации гриба наблюдается по сравнению с исходным видом лишь слабо заметное сужение круга питающих растений, то эти грибные организмы следует считать разновидностями. Изменения могут наблюдаться не только в размере круга поражаемых растений, но и в степени вирулентности и в характере поражения растений-хозяев. Обитание морфологически сходных форм на близко родственных растениях-хозяевах, безусловно, свидетельствует о филогенетической близости грибов. Изменения форм третьей группы грибов в природе и эксперименте ведут к появлению новых разновидностей или видов. Последнее слово о том, чем является возникшая форма — разновидностью или видом, в конце концов остается за исследователем, который решает этот вопрос на основе имеющегося у него опыта. Следует отметить, что процесс видообразования, безусловно, не ограничивается только третьей группой форм грибов. В первой и второй группах видообразование также совершается, но ведущее значение в этом процессе имеет эволюция растений-хозяев, тогда как в третьей группе грибов видообразование обусловлено главным образом специализацией их к питающим растениям.

Литература

Воронихин Н. Н. 1920. К флоре фикомицетов Кавказа. Отд. оттиск из «Вестника Тифлисского ботанического сада», вып. 50.
Гоби Х. 1916. Обозрение системы растений. Петроград.
Иерусалимский Н. Д. 1951. Проблема онтогенеза бактерий и пути к ее разрешению. Тр. Инст. микробиол. АН СССР, 1.
Имшенецкий А. А. 1946. Экспериментальная изменчивость микроорганизмов. Усп. соврем. биологии, 21, 1.
Комаров В. Л. 1901. Флора Маньчжурии, I, Тр. СПб. ботан. сада, 20.
Комаров В. Л. 1944. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, М.

Красильников Н. А. 1943. Об индивидуальной изменчивости у микроорганизмов. Журн. общ. биологии, 4, 1.
Красильников Н. А. 1947. Понятие о виде у бактерий. Микробиология, 16, 5.
Крисс А. Е. 1937. Об изменчивости актиномицетов. Изд. АН СССР, М.
Кудрявцев В. И. 1951. К проблеме вида у микроорганизмов. Тр. Инст. микробиол. АН СССР, 1.
Купревич В. Ф. 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Комаровские чтения, 5, Изд. АН СССР, М.—Л.
Курсанов Л. И. 1945. Понятие о виде у низших растений. Микробиология, 14, 4.
Курсанов Л. И., Н. А. Наумов, Н. А. Красильников и М. В. Горленко. 1954. Определитель низших растений. Т. 3. Грибы. Изд. «Советская наука», М.
Полянский В. И. 1956. О виде у низших водорослей. Комаровские чтения, 9, Изд. АН СССР, М.—Л.
Потлайчук В. И. 1951. Биологическая специализация возбудителя рака картофеля. Сел. и семеноводство, 2.
Сербинов И. Л. 1907. Организация и развитие некоторых грибов Chytridineae Schröter. Отд. оттиск из «Ботанических записок», Петрогр. унив., 24.
Хохряков М. К. 1955. О виде у грибов. Ботан. журн., 40, 1.
Ячевские А. А. и П. А. 1931. Определитель грибов. Т. 1. Фикомицеты. Сельхозгиз, М.—Л.
Ячевский А. А. 1927. К вопросу видообразования у грибов. Матер. по микол. и фитопатологии, 6, 1.

Atkinson G. F. 1894. Intelligence manifested by the swarm spores of Rhizophydium globosum. Bot. Gaz., 19.
Atkinson G. F. 1909. Some problems in the evolution of the lower fungi. Ann. Mycol., 7.
Bessey E. A. 1950. Morphology and taxonomy of fungi. Philadelphia.
Braun A. 1855. Ueber Chytridium, eine Gattung einzelner Schmarotzergewächse auf Algen und Infusorien. Abhandl. Berlin. Akad.
Braun A. 1856. Über einige neue Arten der Gattung Chytridium und die damit verwandte Gattung Rhizidium. Monatsber. Berlin. Akad.
Brefeld O. 1889. Begründung des natürlichen Systemes der Pilze. Unters. Gesammtgeb. Myk., 8.
Cavers F. 1915. The inter-relationship of Protista and primitive fungi. New Phytologist, 14.
Cejp K. 1933. Further studies on the parasites of conjugates in Bohemia. Bull. Internat. Acad. Sci. Bohême, 42, 3.
Cohn F. 1853. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Nova acta Acad. Leop.-Carol., 24.
Cook W. R. I. 1928. The inter-relationships of the Archimycetes. New Phytologist, 27.
Cook W. R. I. 1932. An account of some uncommon British species of the Chytridiales found in algae. New Phytologist, 31.
Couch J. N. 1941. The structure and the action of the cilia in some aquatic Phycomycetes. Amer. Journ. Botany, 28, 8.
Curtis K. M. 1919. A contribution to the life-hystory and cytology Synchytrium endobioticum (Schilb.) Percival, the cause of potato wart disease. New Phytologist, 18.
Dangeard P. A. 1889. Mémoire sur les Chytridinées. Le Botaniste, 1.
De Bary A. 1884. Verlgleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterian. Leipzig.
De Bary A. and M. Woronin. 1863. Beitrag zur Kenntnis der Chytridium. Verh. Naturforsch. Ges. Freiburg, 3.
Fisch C. 1884. Beiträge zur Kenntnis der Chytridiaceen. Sitzungsber. Phys.-med. Soc. Erlangen, 16.
Fischer A. 1892. Phycomycetes. Die Pilze Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. In: Rabenhorst. Kryptogamen-Flora, 1, 4. Leipzig.
Fitzpatrick H. M. 1930. The lower Fungi — Phycomycetes. New York.
Gäumann E. A. and C. W. Dodge. 1928. Comparative morphology of fungi. New York a. London.
Graff P. 1928. Contributions to our knowledge of western Montana fungi. II. Phycomycetes. Mycologia, 20.
Griggs R. F. 1912. The development and cytology of Rhodochytrium. Bot. Gaz., 53.
Gwynne-Vaughan H. and B. Barnes. 1937. The structure and development of the fungi. Cambridge.

Haskins R. H. 1939. Cellulose as a substratum for saprophytic Chytrids. Amer. Journ. Botany, 26.
Karling J. S. 1932. Studies in the Chytridiales. VII. The organization of the chytrid thallus. Amer. Journ. Botany, 19, 1.
Karling J. S. 1937a. The structure, development, indentily and relationship of Endochytrium. Amer. Journ. Botany, 24.
Karling J. S. 1937b. The cytology of the Chytridiales with special reference to Cladochytrium replicatum. Mem. Torrey Bot. Club., 19, 1.
Karling J. S. 1943. The life-history of Anisolpidium ectocarpii gen. nov. et sp. nov., and a synopsis and classification of other fungi with anteriorly uniflagellate zoospores. Amer. Journ. Botany, 30, 8.
Koch W. J. 1951. Studies in the genus Chytridium, with observations on a sexually reproducing species. Journ. Elischa Mitch. Sci. Soc., 67, 2.
Kusano S. 1912. On the life-history and cytology of a new species of Olpidium, with special reference to the copulation of motile isogametes. Journ. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ., 4.
Kusano S. 1930. The life-history and physiology of Sychytrium fulgens Schroet. with special reference to its sexuality. Japan. Journ. Botany, 5.
Lagerheim G. 1893. Rhodochytrium nov. gen., eine Übergangsaform von den Protococcaceen zu den Chytridiaceen. Bot. Ztg., 51.
Lotsy J. P. 1907. Vorträge über botanische Stammes-Geschichte, 1. Jena.
Löwenthal W. 1905. Weitere Untersuchungen an Chytridiaceen. Arch. Protistenk., 5.
Martin G. W. 1932. Systematic position of the slime molds and its bearing on the classification of the fungi. Bot. Gaz., 93, 4.
Minden M. 1911—1915. Chytridiineae, Ancylistineae, Monoblepharidineae. In Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, 5, Leipzig.
Moreau F. 1954. Les champignons. Encyclopédie mycologique, 23, 2, Paris.
Petersen H. E. 1910. An account of Danish freshwater Phycomycetes, with biological and Systematical remarks. Ann. Mycol., 8.
Scherffel A. 1925. Endophytische Phycomyceten. Parasiten der Bacillariaceen und einige neue Monadinen. Ein Beitrag zur Phylogenie der Oomyceten (Schroeter). Arch. Protistenk., 52, 1.
Schroeter J. 1885—89. Die Pilze Schlesiens. In: F. Cohn. Kryptogamenflora Schlesien, 3, 1.
Skvortzow B. W. 1925. Zur Kenntnis der Phycomyceten aus der Nordmandshurei, China. Arch. Protistenk., 51.
Sorokin N. 1874. Einige neue Wasserpilze. Bot. Ztg., 32.
Sparrow F. K. 1943. Aquatic Phycomycetes, exclusive of the Saprolegniaceae and Pythium. Univ. Michigan Press.
Tokunaga Y. 1934. Studies on the aquatic chytrids of Japan. III. Rhizidiaceae. Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., 13, 4.
Wager H. 1913. The life-history and cytology of Polyphagus Euglenae. Ann. Botany, 27, 106.
Weston W. H. 1941. Tte role of aquatic fungi in hydrobiology. In: A symposium on hydrobiology. Univ. Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.
Whiffen A. J. 1944. A discussion of taxonomic criteria in the Chytridiales. Farlowia, 1, 4.
Wildeman E. 1890. Chytridiacées de Belgique. Ann. Soc. Belge Micro. (Mém.), 14.
Wildeman E. 1931. Sur quelques Chytridinées parasites d'algues. Bull. Acad. Roy Belg. (Sci.), 5, 17.
Zopf W. 1884. Zur Kenntnis der Phycomyceten. I. Zur Morphologie und Biologie der Ancylisten und Chytridium, zugleich ein Beitrag zur Phytopathologie. Nova Acta Leopoldina, 47.
Zopf W. 1890. Die Pilze. Handb. Botanik, 4.

Б. П. ВАСИЛЬКОВ

О ВИДЕ У ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ

Работая по систематике любой группы растений или животных, специалист неизбежно сталкивается с проблемой вида и так или иначе разрешает эту проблему, уделяя ей большее или меньшее внимание в своей повседневной работе.

Я в течение продолжительного времени занимался и теперь занимаюсь флорой и систематикой шляпочных грибов, особенно порядками Agaricales и Gasteromycetales, а также и проблемой вида у этой группы растений. В результате накопился большой материал, который теперь обобщается. Более подробную разработку темы с основными теоретическими соображениями я оставляю до ближайшего будущего, здесь же хочу изложить лишь основные положения, которыми руководствуюсь в своей практической работе со шляпочными грибами. Некоторые из этих положений были уже опубликованы мной в специальной статье (1954), посвященной осиновику [*Krombholzia aurantiaca* (Roques) Gilb.], на примере которого и было показано применение их на практике.[1]

Нужно отметить, что специально по проблеме вида у шляпочных грибов в нашей литературе, кроме упомянутой, имеются еще только две статьи Р. А. Зингера (1939, 1940). Что же касается иностранной литературы, особенно французской, то там данному вопросу посвящено значительное количество работ. Однако, несмотря на обилие работ, единства взглядов на то, что такое «вид», а также по ряду других вопросов, связанных с ним, все еще нет. Пожалуй, даже наоборот, чем дальше, тем разногласий становится больше, а единство взглядов становится прямо проблематичным.

Основные общие характерные черты шляпочных грибов, которые приходится принимать во внимание при изучении их видов, следующие.

1. Признаки мицелия не имеют почти никакого значения в разграничении видов. Все основывается на признаках плодовых тел.

2. Морфологические макро- и микроскопические признаки плодовых тел шляпочных далеко не столь разнообразны, как например у надземных частей цветковых растений, но и не так уже бедны и однообразны, как например у микроскопических грибов или у бактерий. Во всяком случае специалисты-агарикологи находят их еще столько, что при изучении видов главное внимание обращается именно на них, но вместе с тем обычно учитываются и признаки экологические.

---

[1] В «Списке новой литературы по проблеме вида и видообразования», опубликованном в «Ботаническом журнале» (№ 2, 1955), эта статья пропущена; подробно реферирована она в чехословацком журнале «Česka mykologia» (IX, 1955).

3. Сложность и слабая изученность проблемы пола не только затрудняют, но делают почти невозможным рассуждение о гибридизации, гибридах и гибридогенных процессах, а следовательно, мало что можно сказать пока и о значении данного фактора вообще в процессе образования видов в этой группе.

4. Наличие большой природной изменчивости у некоторых видов при сравнительно немногих признаках, которые в настоящее время могут учитываться у них систематиками.

5. Изменение внешнего облика при гербаризации иногда бывает настолько значительным, что по гербарным образцам трудно или даже невозможно отличить один вид от другого, не говоря уже о распознавании более мелких, внутривидовых таксонов. Это часто делает совершенно необходимым проведение соответствующих наблюдений непосредственно в природе.

Кроме этих специфических черт, при изучении шляпочных грибов необходимо учитывать еще то, что многие виды описывались как новые несколько, а иногда даже и много раз. Из-за неустойчивости существующих систем шляпочных грибов они нередко переносились из одного рода в другой, а сверх того повышались или понижались в систематическом ранге. Все вместе это породило большую синонимику видов и теперь сильно затрудняет изучение их. В качестве примера можно было бы привести здесь следующий, ставший уже классическим в этом отношении, объект — сыроежку буреющую (*Russula xerampelina* Fr.), которая описывалась в качестве нового вида ни мало, ни много — 18 раз. Другой пример — березовик, у которого насчитывается около 14 видовых синонимов, не говоря уже о массе переименований в связи с изменением объемов родов, видов и внутривидовых таксонов.

Таким образом, исходя из сказанного при работе со шляпочными грибами приходится держаться следующих трех основных правил: 1) критически относиться ко всем существующим описаниям родов, видов и внутривидовых единиц, не принимая без тщательной проверки ни одно из них; 2) как можно больше проводить наблюдений в природе, в различных местностях, с различными условиями местообитания, в различное время года; 3) как можно больше и полнее использовать материалы различных гербариев. Безусловно, все это очень замедляет работу по установлению и описанию видов, но вместе с тем, когда удается осуществить такой комплекс исследований, начинаешь лучше представлять себе и вид, и его варьирование. Ясно, что эти правила не представляют собой какого-либо открытия. Они приведены лишь для того, чтобы показать, какая большая напряженная работа требуется для настоящих систематических исследований и, наоборот, насколько «легко» иногда они проводятся современными микологами, хотя бы в случаях установления новых видов.

Применив на практике отмеченные три правила, мне в последние годы удалось вместо описания новых упразднить два ранее существовавших в микологической литературе рода — *Jaczewskia* Matt. и *Pompholyx* Corda, ряд видов в родах *Terfezia*, *Morchella*, *Boletus*, *Boletinus*, *Krombholzia*, *Pholiota*, *Calvatia*, *Queletia*, *Phellorinia*, *Scleroderma*, *Anthurus* и др., названия которых (видов) отнесены мной в синонимы ранее существовавших, и, кроме того, ряд видов понизить в систематическом ранге. Я полагаю, что уничтожение «старого» вида является нисколько не меньшей заслугой, чем описание нового, притом даже «хорошего» вида. Это вполне понятно и особенно, пожалуй, понятно систематикам-микологам, часто

имеющим дело с массой видов, выделенных без должного основания.

При таком подходе к работе с видом совершенно необходимо не считать непогрешимыми и свои работы в данном направлении, относиться к ним так же критически и при первых же вновь добытых сведениях, противоречащих прежним утверждениям, отбрасывать эти последние и доводить об этом до всеобщего сведения. Ничего предосудительного и порочащего честь исследователей в этом нет.

При исследовании в природе и при анализе большого гербарного материала с очевидностью убеждаешься в громадном варьировании признаков шляпочных грибов. Можно прямо сказать, что все видовые признаки их настолько изменчивы, что на какой-нибудь один из них во всех случаях надежно опереться никак нельзя, не исключая даже таких признаков, как размеры и форма спор. Некоторые признаки, как например наличие или отсутствие кольца на ножке плодового тела гриба, считавшееся некоторыми прежними авторами даже родовым признаком, в настоящее время становятся иногда сомнительными для отграничения одного вида от другого.

Как мне удалось выявить в природе, большое количество признаков, которые принимаются во внимание при установлении видов: размеры плодового тела, его форма, консистенция мякоти, кольцо на ножке, чешуйки на шляпке и на ножке, количество млечного сока, окраска всех частей плодового тела, толщина гиф покрова шляпки, размеры и форма спор и цистид, запах и вкус и другие — варьируют под влиянием внешних условий среды. Так, под влиянием температуры сильно изменяются размеры плодовых тел грибов: один и тот же вид в арктических условиях тундры имеет плодовые тела значительно меньшие, чем в средней полосе в условиях леса. Влажность явно оказывает влияние на консистенцию мякоти гриба: при сильно влажных условиях мякоть значительно рыхлее, чем в условиях средней влажности; последнее, кстати, известно и практикам-заготовителям грибов, равно как и то, что от влажности в большой степени зависят вкус и запах грибов. Свет совершенно очевидно влияет на окраску частей плодового тела, шляпки, ножки, чешуек и т. д.

Нужно указать еще и на относительность воздействия упомянутых внешних факторов. Взять хотя бы ту же температуру. Если при продвижении из тундры в лесную зону повышение ее действует положительно на увеличение размеров гриба, то при продвижении еще далее к югу, в степи и в пустыню, оно начинает действовать уже угнетающе, размеры того же самого вида гриба становятся снова мельче. Осенью при сильных дождях мякоть грибов бывает рыхлее, чем при средних осадках, но летом при большой сухости она также рыхлая. Это можно, например, хорошо видеть на многих наших съедобных грибах: трубчатых, млечниках, сыроежках, когда во время летнего, «колосовикового», слоя они по этой причине даже не заготавливаются в прок. То же можно сказать и в отношении едкого вкуса и запаха — они уменьшаются как в условиях избыточной влажности, так и в условиях большой сухости. Окраска плодового тела на полном солнечном свету становится темнее, чем при затенении, но в то же время известно, что на свету окраска гриба нередко «выцветает», «выгорает», т. е. становится, наоборот, более светлой, а иногда даже почти белой, вместо темно-бурой при средних условиях (белый гриб).

Кроме относительности действия отдельных внешних факторов на тот или иной признак гриба, известно также, что один фактор никогда не действует изолированно, а всегда вместе с остальными. При этом не-

редко влияние одного фактора совершенно подавляется другим, признак изменяется тогда по-другому и может даже измениться совсем не в том направлении, в каком, казалось бы, следовало ожидать. Так, например, наши обычные сморчки *Morchella conica* Pers. и *M. esculenta* Fr., вырастающие при высокой температуре, должны быть очень мелкими по размерам, однако, если они растут вдоль арыков или в поливных садах Средней Азии, то достигают иногда крупных размеров.

Наряду с этим случается, что факторы замещают друг друга, изменяя тот или иной признак в одном и том же направлении. Как уже сказано, плотность мякоти гриба зависит и от температуры, и от влажности — белый гриб вырастает очень плотным в холодную влажную погоду, при заморозках, но вместе с тем он иногда бывает очень плотным и в жаркое, сухое время.

Большое значение в изменчивости грибов имеет субстрат. Это один из наиболее «влиятельных» факторов, который сильно действует и сам по себе, и особенно в комбинации с другими факторами: влажностью, температурой, светом.

Шляпочные грибы, представленные самыми разнообразными систематическими группами (базидиальные и сумчатые) и группами биологическими (сапрофиты, микоризообразователи, паразиты), произрастают на самых различных субстратах: на живых деревьях, реже на травах и мхах, на мертвой древесине и отмерших травянистых остатках, на лесной подстилке, навозе и торфе, на почве песчаной, глинистой, торфяной и засоленной, на почве тундр, лесов, степей, пустынь и т. д. При этом субстрат для представителей какой-нибудь одной группы может быть и одинаковым, и совершенно различным. Обычно разные виды одного рода приурочены к какому-нибудь одному из указанных субстратов, но имеются среди них и такие, которые живут, например, и в тундре, и в лесу, и в степи, и в пустыне, на древесине и на подстилке, а в пределах одного из указанных субстратов на разных породах деревьев, на подстилке из хвои и из листьев, на сухой песчаной и на влажной глинистой почве и т. д. Все это иногда относится к одному и тому же виду, что сильнейшим образом сказывается на признаках его. Кстати, это хорошо известно не только систематикам-микологам, но и всем сборщикам грибов.

Взять, например, белый гриб (*Boletus edulis* Fr.). Он образует микоризу с различными древесными породами, причем в дубовых лесах на юге он светлоокрашенный, тонконогий, а в сосновых, наоборот, темноокрашенный, с клубневидно утолщенной ножкой. Однако иногда происходят и инверсии, в связи с действием климатических факторов (температура, влажность, свет), когда в сосновых лесах вырастает белый гриб весь белый и сравнительно тонконогий, а в южных дубняках, наоборот, более темно окрашенный, с клубневидно утолщенной ножкой.

Второй пример — опенок осенний [*Armillaria mellea* (Fr.) Quél.], гриб, живущий на самых различных древесных породах. Как и белый гриб, опенок очень изменчив по своим признакам: по размерам плодового тела, чешуйчатости и особенно по окраске шляпки — от светлой серовато-желтой до почти черно-бурой. Однако, по-видимому, эти изменения в основном не связаны с той древесной породой, на которой опенок произрастает, а обусловлены какими-то иными, нам пока неизвестными факторами.

Таким образом, субстрат, на котором произрастают грибы, играя большую роль в изменчивости организмов, в то же время является только одним из многих факторов, влияющих в этом направлении. Кстати ска-

зать, это положение, по-видимому, нередко недоучитывается, особенно по отношению к микроскопическим грибам — микромицетам, у которых роль субстрата в вопросе об изменчивости и видообразовании иногда возводится почти в абсолют. В действительности же грибы с успехом живут и на одном субстрате, и на различных, иногда только предпочитая который-нибудь из них, как только что указанный опенок, паразитирующий на разных в систематическом отношении высших растениях.

Кроме внешних факторов, на изменчивость признаков шляпочных грибов оказывают влияние и факторы внутренние, зависящие от самого организма. Так, например, известно, что грибница, плодоносящая в течение определенного, более или менее длительного, времени, под конец, когда она уже истощена, начинает приносить более мелкие, иногда уродливые плодовые тела. Особенно отчетливо это видно при культуре шампиньонов. Другой пример — изменение признаков плодовых тел в связи с их возрастом: размеры, окраска, чешуйчатость, признаки спор, кажется, все изменяется с возрастом. Интересно, что у спор многих видов более или менее меняются окраска, размеры, орнаментация — это мне удалось наблюдать, например, у *Terfezia Leonis* Tul., *Scleroderma aurantium* Pers., *Phellorinia inquinans* Berk., *Krombholzia aurantiaca* (Roques) Gilb., *K. scabra* (Fr.) Karst.

Бывают также случаи, при которых та или иная изменчивость грибов зависит, по-видимому, от какой-то комбинации внутренних и внешних факторов, причем трудно сказать, от каких именно. Приведем некоторые примеры.

1. Во время очень дождливой погоды часто наблюдаются случаи сращивания и прорастания плодовых тел. Осенью 1956 г. мне был доставлен осиновик (*Krombholzia aurantiaca*) из Ленинградской области, представляющий собой сросток 14 плодовых тел; в журнале «Огонек» (№ 37, 1956) была опубликована заметка о сростке белого гриба (*Boletus edulis*) из Московской области, состоящем из 39 плодовых тел.

2. Фенологическая изменчивость, связанная с различным временем плодоношения, проявляющаяся, например, в признаках летних и осенних форм у одних и тех же видов, — летом более рыхлые, мелкошляпочные, с более светлой окраской и т. д.

3. Тот же вышеотмеченный случай с уродливостью шампиньонов происходит из-за своеобразной «усталости», истощенности грибницы плодоношением, но может быть и от того, что грибница в период своей жизнедеятельности так отравила субстрат своими выделениями, что по истечении определенного срока нормальное плодоношение для нее здесь стало уже невозможным.

Наконец бывает и так, что при более или менее одинаковых условиях, в одинаковом возрасте грибы вырастают все же неодинаковыми. Весьма возможно, что в этих случаях имеется зависимость от таких внутренних факторов, как пол организмов и связанные с этим генетическая и цитологическая изменчивость, изучение которой у шляпочных грибов находится в самом зачаточном состоянии. Теперь уже стало точно известно о наличии пола у этих растений вообще, хотя нередко и очень своеобразного в своих проявлениях. Так, вместо развития обычных биполярных, в отношении пола, спор у одного и того же вида здесь иногда образуются тетраполярные споры, а наряду с этим существуют как гетероталличные, так и моноталличные формы.

Нужно сказать, что учитывать влияние отдельных факторов на изменчивость признаков грибов необычайно трудно. Выравнять условия,

чтобы действия этих факторов были одинаковы, кроме одного, как это диктуется при постановке опытов в лаборатории, в природе почти невозможно. Очень затрудняет работу в этом направлении также эфемерность роста плодовых тел грибов.

Что касается изучения данного вопроса в искусственных условиях, то многие из шляпочных грибов пока не поддаются культуре. Все микоризные грибы или не растут в лабораторных условиях, или растут плохо и никогда не плодоносят. Поскольку же у шляпочных мы считаемся главным образом с изменчивостью признаков плодовых тел, то такая культура ничего ценного в данном отношении дать не может. Некоторые сапрофитные грибы удается довести до стадии плодоношения в колбах, но это дело также достаточно трудное, и им, к сожалению, очень мало еще занимались. Кроме того, при искусственном разведении шляпочных грибов приходится всегда критически относиться к получающимся при этом данным в отношении изменчивости, учитывая, что условия культуры — это не природные условия. Поэтому постановка опыта с культурами гриба хотя и очень важна, но тем не менее она является лишь вспомогательным, проверочным средством для эколого-систематических исследований в природе и заменить последний не может.

В качестве яркого примера, поясняющего сказанное, могут служить общеизвестные результаты опытов Мелина (Melin, 1925) с культивированием микоризных грибов (синтез микоризы), когда белый гриб (мицелий) в условиях опыта рос с березой, но не рос с сосной; осиновик рос с осиной и березой, но не рос с сосной и елью, что совершенно не соответствует наблюдениям в природе. В связи с такими результатами опыта изменчивость признаков плодовых тел гриба может быть не точно понята.

Отмечая внутренние и внешние факторы, влияющие на изменчивость и, следовательно, на видообразование у шляпочных грибов, я не коснулся еще одного фактора — географического, т. е. расселения и распространения грибов.

При рассмотрении вопросов видообразования у высших растений этому фактору придается огромное значение, которого он действительно заслуживает.

Как в морфологических признаках всех видов живых существ отображаются различия физиологические, генетические, химические и другие, так и в географическом распространении их отображается воздействие очень многих факторов. Географическое распространение является фокусом, равнодействующей этих факторов, включая сюда и исторический— эволюцию вида. Но, спускаясь ниже по филогенетической лестнице растительного мира, значение фактора географического распространения в вопросах видообразования начинает уменьшаться до того, что у микроорганизмов он становится мало ощутимым, хотя совершенно не исчезает даже у бактерий.

У шляпочных грибов, находящихся в середине филогенетического ряда растений, но ближе к его нижнему концу, географический фактор также не играет столь важной роли, как например у цветковых растений. Хотя и здесь его влияние имеется и мы нередко наблюдаем изменение признаков гриба с изменением географии местности, но это влияние намного менее отчетливо, чем у цветковых. Это, вероятно, объясняется более легким, по сравнению с семенами высших, распространением спор и быстрым ростом грибов, а главное тем, что в географическом распространении шляпочных, как, впрочем, и других грибов, слишком отчетливо отображается экологический фактор и на долю географического

остается очень мало, причем это немногое скрыто в тех признаках, которые мы пока не в состоянии учесть.

Сказанное особенно ярко можно проиллюстрировать на примерах с грибами-микоризообразователями, у которых влияние древесной породы, с которой гриб находится в симбиозе, явно перебивает влияние географического фактора. Так, некоторые виды из рода *Boletinus*, образующие микоризу лишь с лиственицей, ранее были известны только из Сибири, где они очень широко распространены, но в настоящее время их нашли в посадках этой же древесной породы в Ярославской и Ленинградской областях, а также в Финляндии (*Boletinus asiaticus* Sing.). Или такой пример. Известно, что в пустынях трубчатые грибы сем. *Boletaceae* не растут, но достаточно было посадить в Ашхабадском ботаническом саду сосну, как под нею появились и маслята. Таким образом, если у высших растений географическое распространение обычно обусловливается комплексом климатических факторов, то здесь, совершенно ясно, — древесной породой; и вообще, географический ареал гриба обычно можно свести на ареал экологический. У цветковых растений географические ареалы близких видов нередко могут говорить и об истории их происхождения, у грибов же, как правило, этого сделать не удается. Даже в том случае, когда гриб приурочен к определенной древесной породе и эта последняя, расселяясь, изменялась от одного вида к другому, гриб к такому ее изменению остается нечувствительным, или мы этого не замечаем. Изменения гриба обычно становятся заметными только тогда, когда он начинает произрастать уже совсем с иной древесной породой (отдаленный вид или совсем другой род дерева), да и то, если при этом комплекс других условий также резко изменится. В результате получается, что географические ареалы видов шляпочных грибов, как правило, намного шире ареалов высших растений, и поэтому нередко в различных отдаленных друг от друга местностях, где нет уже почти общих видов высших растений, виды грибов по большей части остаются еще общими (Васильков, 1955).

Наконец следует коснуться еще одного фактора, влияющего на расселение и, следовательно, на видообразование грибов, который также давно привлекает к себе внимание ботаников, а именно — конкурентных отношений организмов. У шляпочных грибов влияние этого фактора еще не изучено, и, пожалуй, даже не приступлено к его изучению, но тем не менее сомневаться в том, что оно существует, не приходится. Не чем иным, как только конкуренцией мицелиев, можно объяснить, например, то явление, что шляпочные грибы при более или менее однородных условиях, в частности в одном и том же типе леса, растут очень спорадично, разбросанно. Для объяснения здесь можно было бы, как будто, привлечь влияние микроклимата отдельных участков лесного ценоза. Однако, зная широкую экологическую амплитуду того или иного вида гриба в отношении условий произрастания вообще, очень трудно объяснить микроклиматом такое спорадическое и, можно даже сказать, «капризное» расселение. Несомненно, наиболее важным фактором в данном случае является конкуренция мицелиев разных видов.

Выше речь шла о значении отдельных факторов или их комплексов на формо- и видообразование шляпочных грибов. При этом отмечалось их влияние на признаки гриба вообще или если на определенные, то в основном имелись в виду только морфологические. Другие же признаки: химические, физиологические, генетические и прочие обычно не учитывались.

Следует сказать, что это положение в основном соответствует и практике моей работы с видом, когда учитываются преимущественно только морфологические признаки в широком смысле (включая сюда анатомические, окраску плодового тела и спор и др.), а также запах и вкус гриба. Следующими по важности из учитываемых признаков являются признаки экологические, которые часто и во многом помогают понять вид как в целом, так и в составляющих его подразделениях. Остальные признаки, как правило, нами или не учитываются, или учитываются только в самой незначительной степени.

Такой прием использования признаков объясняется не только простотой учета морфологических особенностей и, наоборот, чрезвычайной трудностью учета физиологических, химических, генетических и других данных, но имеет и глубокое принципиальное значение. Морфологические признаки — это результирующая всех остальных признаков; морфа (форма) всегда более или менее полно соответствует содержанию и зависит от него. Правда, в настоящее время мы обычно очень еще далеки от того, чтобы понять, как осуществляется эта зависимость и как ее расшифровать в определенных случаях. Исследований в этом отношении имеется очень мало, а по шляпочным грибам — в особенности, и необходимо всеми силами стремиться к такому изучению. Что же касается самого существования вышеуказанной зависимости, то в этом сомневаться не приходится. Поэтому я и считаю, что в вопросах о виде у грибов морфологические признаки как занимали, так и будут занимать ведущее положение среди всех остальных.

Разумеется, все остальные признаки желательно также учитывать, но они не являются такими всеобъемлющими, как морфологические, и, таким образом, их следует рассматривать как вспомогательные и дополнительные. Ввиду этого я считаю совершенно неправильным, когда некоторые специалисты по шляпочным грибам говорят, что теперь настало время господства химических признаков в систематике, так же как раньше говорили об анатомических, генетических и др.

В настоящее время у нас некоторые систематики, а чаще не систематики ополчаются на морфологический метод в систематике грибов в пользу других методов, упрекая при этом последователей морфологического метода как своего рода ретроградов. Однако здесь дело совсем не в том. Безусловно, никто из морфологов-систематиков и не думает отрицать значения других признаков. Сам отец микологии Фриз в своей «Systema mycologicum» (1821—1822) при описании видов, хотя и коротко, указывал на условия их произрастания. У него не было указаний на химические, генетические и другие признаки, да и экологические очень скудны, но, несмотря на это, на основании только морфологических признаков ему удалось узнать и различить огромную массу видов. Все это могло получиться только по той причине, о которой сказано выше, — результативности морфологических признаков. С помощью только их одних можно разобраться в подавляющем большинстве видов. В тех же случаях, когда необходимая четкость не достигается, следует привлекать и другие, однако разобраться в видах с одними только генетическими, химическими или экологическими признаками, без морфологических, нельзя.

В подтверждение можно привести, например, отличные цитологические исследования Гейм (P. Heim, 1954), которая исследовала клеточные ядра многих видов шляпочных грибов из разных систематических групп. При этом оказалось: 1) что строение ядер почти одинаково у видов даже из таких отдаленных друг от друга родов, как *Auricularia*, *Agaricus* и

Lycoperdon, относящихся к различным порядкам; 2) что количество хромосом у видов равняется 4—6 или даже 8, часто то или иное число хромосом свойственно целому роду или даже семейству, а потому число хромосом не отражает характера эволюции таксонов и не может указать их места в общей классификации базидиальных грибов.

Второй пример — с химическими признаками, которые в настоящее время стали использоваться довольно широко. Самым обычным, вошедшим в практику агарикологов является учет изменения окраски оболочки спор под влиянием реактива Мельцера, но это изменение обычно характерно не для одного вида, а для целых групп видов, родов или даже семейств. Другой реактив — железный купорос — действует, например, на мякоть сыроежки буреющей (*Russula xerampellina*) так, что она зеленеет. Но что это дает? На основании данной реакции можно этот огромный, известный всем агарикологам благодаря своему полиморфизму вид отделить от других видов сыроежек. Но где гарантия, что железный купорос обнаруживает не один, а целую группу видов, скрывающихся под современным названием *Russulla xerampelina?*

Наконец, еще пример — капля аммиака, помещенная на темно-бурую или оливковую поверхность шляпки черного груздя [*Lactarius necator* (Fr.) Karst.], вызывает изменение окраски на фиолетовую или пурпуровую. Но черный груздь настолько характерен по своим внешним признакам, что его нельзя смешать ни с одним видом, и поэтому данная яркая реакция, которая обязательно должна быть внесена в характеристику вида наряду со всеми другими его признаками, ничего дополнительно ценного для отграничения вида от других видов рода *Lactarius* внести не может. То же можно сказать и относительно других химических реактивов, применяемых при изучении шляпочных грибов, т. е. эти реактивы хорошо отграничивают те виды, которые и без них не вызывают никаких сомнений в отношении таксономического положения, и, наоборот, в тех случаях, когда возникают сомнения в смысле определенного разграничения таксонов, они обычно не помогают.

Недостаточность морфологических признаков для уточнения границ видов особенно ощущается по отношению к микромицетам, бактериям и другим микроскопическим организмам, где форма менее дифференцирована и где поэтому приходится чаще прибегать к другим признакам. Но и здесь сначала должны возможно тщательнее учитываться морфологические признаки как основные, а затем все остальные. Что же касается шляпочных грибов, то в их разграничении на 99% участвуют морфологические признаки (включая сюда и обычно используемые биохимические — окраску, запах и вкус) и только на 1% все остальные.

Варьирование признаков под влиянием различных внутренних и внешних факторов среды приводит к тому, что одни и те же виды нередко понимаются различными исследователями по-разному.

В настоящее время в ряде случаев наблюдается стремление понимать объем вида очень дробно, причем причины этому могут быть неодинаковы. Первой и самой оправданной, можно сказать, теоретически обусловленной является нерезкость, расплывчатость границ вида по своей природе, вследствие чего не удается даже дать исчерпывающего определения — что такое вид вообще. В отношении же шляпочных грибов мы до сих пор не знаем даже, какие признаки считать родовыми, какие видовыми или характерными для внутривидовых таксонов. Все это устанавливается эмпирически, а поэтому, как правило, довольно субъективно, из-за чего и происходят огромные разногласия у микологов.

Другая причина описания излишне мелких видов является хотя и менее уважительной по сравнению с первой, но тем не менее в отношении шляпочных грибов благодаря эфемерности их появления часто вполне оправданной и не зависящей от воли исследователя; это — недостаток наблюдений в природе и недостаток соответствующего гербарного материала.

Наконец, в качестве третьей и четвертой причин можно привести также нередко наблюдающиеся, но совсем уже неоправданные неопытность исследователя и поспешность описания видов.

Если наличие первой причины от нас в настоящее время не зависит, а третья и четвертая вообще не должны иметь места, то имеющей наибольшее практическое значение является причина вторая — недостаток наблюдений в природе и гербарного материала в лаборатории.

Как показали мои личные исследования в отношении шляпочных грибов из различных систематических групп, в тех случаях, когда было достаточно проведено и наблюдений, и исследований, вид выступает рельефнее, многообразнее и, как правило, в сравнительно более широком объеме. Это, однако, совсем не значит, что все виды шляпочных — широкого объема и притом неодинаково понимаются различными авторами. Наоборот, подавляющее большинство их понимается согласованно, одинаково и только меньшинство принадлежит к таким «безнадежным» и «капризным», из-за которых возникали и возникают дебаты и разногласия между систематиками. Не означает это и того, что при широком понимании вида имеется гарантия от некоторых ошибок и от ошибочности его трактовки вообще. Такой гарантии, несомненно, дать нельзя, но тем не менее познаваемость вида в деталях при таких широких исследованиях сильно возрастает. Что касается монолитности вида при широком его понимании, то, мне думается, в этом он также не проигрывает.

Определения, что такое вид вообще или только у шляпочных грибов, я не даю и думаю, что исчерпывающее определение этого понятия дать вообще крайне затруднительно. Вместе с тем можно принять любое из имеющихся уже научных определений вида (имеющих под собой фактические основания), и каждое из них, в какой-то степени, будет подходить для данного случая.

О том, что исчерпывающего определения виду дать невозможно, говорили еще в прошлом веке, но мы и в этом отношении, кажется, продвинулись совсем недалеко. Нужно кстати заметить, что для практики отсутствие точного понятия «вид», по-видимому, не вызывало больших затруднений в прошлом, не предвидится их и в будущем.

Что касается применимости всех существующих научных определений вида, то следует сказать, в каждом из них имеется доля истины, в каждом обращается внимание на те или иные характерные черты вида. Однако ни одна из этих черт в отдельности, ни вся сумма их не дадут полного и исчерпывающего определения этому понятию, достаточного для того, чтобы в любом случае сказать: это — вид, а это — не вид. Вся трудность вопроса состоит в том, чтобы определение вида было четко отграничено от определения рода и подвида.

В настоящее время основной задачей при изучении вида у шляпочных грибов, как сказано выше, является необходимость как можно полнее учитывать морфологическую изменчивость вида и в каждом случае стараться понять, отчего, под влиянием каких факторов, эта изменчивость произошла, или какому фактору она адекватна. В природе мы чаще всего наблюдаем адекватность морфологических изменений климатическим и

экологическим факторам. Вот на них в первую очередь и нужно обращать внимание, чтобы понять наблюдающиеся изменения вида. При этом неудачи в такого рода исследованиях не должны смущать систематиков, поскольку мы еще очень многого не знаем в отношении биологии грибов вообще и шляпочных в особенности.

Принимая вид у шляпочных грибов в сравнительно широком объеме, невольно приходится как-то классифицировать его разнообразие, которое замечаешь в природе и при лабораторных исследованиях, и вместе с тем отображать это разнообразие в своих работах. Как известно, в таких случаях принято устанавливать различные внутривидовые таксоны, которые, однако, не всеми авторами понимаются одинаково и далеко не всегда бывают применимы в отношении шляпочных грибов.

Далее рассмотрим, как эти таксоны обычно понимаются и насколько они действительно применимы в агарикологии при современном уровне развития этой науки.

Подвид, или географическая раса (subspecies). Характерными чертами подвида, по мнению современных систематиков, являются наследственное постоянство определяющих признаков и свой, особый, географический ареал, не совпадающий или только лишь отчасти, в месте соприкосновения, совпадающий с ареалом другого подвида. В своей практике по отношению к шляпочным грибам этот таксон я не использую, во-первых, потому, что о наследственности или ненаследственности признаков здесь судить пока невозможно. У одних видов этого не удается проверить потому, что они не растут в культуре, а другие не исследованы еще в этом отношении. Во-вторых, как общее правило, самостоятельных четких географических ареалов у близких между собой таксонов, которые можно было бы рассматривать в качестве подвидов, мне наблюдать у шляпочных не приходилось. В тех же случаях, когда такие ареалы намечались или были даже довольно четкими, они явно обусловливались какими-нибудь экологическими факторами: древесными породами, почвами, типами растительности и т. д. В результате я не знаю ни одного примера, где существующий географический ареал нельзя было бы свести к экологическому и вместе с тем не усомниться в постоянстве наследования соответствующих признаков.

Таким образом, у шляпочных грибов пока никак нельзя решить, является ли тот или иной таксон подвидом или только простой, ненаследственной, экологической модификацией — формой.

Микоризная форма (forma mycorrhizica). Это понятие было введено мною в микологическую литературу в 1944 г. и применялось для обозначения тех разностей вида, которые зависят от произрастания с определенной древесной породой, с которой гриб образует микоризу.[1] Примеров таких разностей в природе можно найти очень много, и они казались мне тогда очень постоянными. Однако позднее я убедился в противном и в 1954 г. отказался от такого толкования. Оказывается, даже в тех случаях, которые мной считались типичными, наличие микоризных форм было обусловлено главным образом общими факторами местообитания, а так как произрастание самих древесных пород являлось своего рода индика-

[1] Р. А. Зингер (1940) для такого таксона предложил название «микоэкотип» (mycoecotype), которое мне кажется неудачным, во-первых, потому, что в этом случае принимается во внимание не вообще грибной экотип, а специально только микоризный, и, во-вторых, потому, что само генетическое название «экотип» здесь не подходит, и его лучше всего было бы заменить на обычный систематический термин — форма.

тором данных условий, то и различия в грибе соответствовали им же. Безусловно, в какой-то степени здесь должно было отражаться и влияние древесной породы, — без нее гриб совсем не мог бы даже и вырасти, — но тем не менее это влияние на изменение признаков далеко не такое исключительное, как о том можно предполагать и как оно предполагалось мной ранее. Так, например, у осиновика я ранее различал «хорошие» микоризные формы, считавшиеся некоторыми авторами даже за особые виды, но они оказались произрастающими иногда в лесах из одной древесной породы или, наоборот, одна и та же форма произрастала в лесах из разных пород. Или взять рыжик, у которого легко различить, и различаются даже практиками, две микоризные формы — из сосняков и из ельников. Но однажды мне удалось найти в сыром сосняке такую форму, какая свойственна ельникам, а в горных ельниках Сибири произрастает такая, как в сосняках на равнине. Таким образом стало ясно, что никакой особой специализации и систематического обособления только в зависимости от симбиоза с той или иной древесной породой не имеется. Древесная порода в данном случае может рассматриваться лишь как всякий другой экологический фактор, а следовательно, нет никакого смысла выделять только на этом основании специальный таксон.

Разновидность (varietas). Понятие о разновидности у разных авторов очень неодинаковое и варьирует в зависимости от того, какие характерные признаки считаются определяющими для нее. Одни авторы, особенно не вдумываясь в содержание термина, употребляют его в различном смысле, сообразуясь лишь в каждом отдельном случае с тем, как его употребил предыдущий автор. Другие употребляют в смысле наиболее выраженной, крайней формы, в то время как промежуточные остаются в ранге форм (forma). Третьи признают как отклонение от нормы, происшедшее под влиянием неизвестных причин, в противоположность формам, которые явно произошли от различий в условиях произрастания. Четвертые — как наследственно закрепленное отклонение, но, в отличие от подвида, не имеющее особого самостоятельного ареала. Наконец, пятые под разновидностью понимают такое отклонение, которое отличается от «видовой разновидности» более чем по одному признаку, в то время как отклонение с одним признаком квалифицируют в качестве формы.

Рассмотрим в отдельности каждое из этих толкований и определим возможность применения их по отношению к шляпочным грибам.

1. Употребление в неопределенном смысле, без учета сущности этого понятия.

Как ни странно, оно наиболее обычно в агарикологической литературе. Его легко обнаружить при самом беглом просмотре тех «var.», которые приводятся у различных видов даже в монографических работах. Авторы, не желая или не решаясь переработать должным образом подразделения вида по-своему, в соответствии со своими взглядами, оставляют их в том ранге, какой им придал предыдущий автор, особенно если этот последний был более или менее авторитетен.

2. Употребление разновидности в случае наиболее выраженной, крайней формы.

И крайние, и промежуточные формы — это все формы, обусловленные теми же причинами, и нет никакого смысла квалифицировать их по-разному.

3. Употребление этого термина в смысле отклонения, происшедшего от неизвестных причин, кажется также нелогичным.

Для нас совершенно очевидно, что всякие отклонения происходят под влиянием внешних или внутренних факторов среды. Если же неизвестно, от каких именно, то ведь и у обычных форм далеко не всегда можно легко определить, под влиянием какого основного фактора возникла та или иная из них.

4. Понимание разновидности в смысле наиболее значительного отклонения от типа, с наследственно закрепленными отличительными признаками, но без самостоятельного ареала.

Здесь мы можем повторить все то, что было сказано по поводу подвида в отношении наследственности признаков и ареала.

5. Разновидность как отклонение, отличающееся более чем по одному признаку, в противоположность форме, отличающейся только по одному.

О таком понимании разновидности нередко приходится слышать от ряда специалистов по споровым растениям, которые придерживаются этого определения в своей практике. Но, во-первых, признак признаку не равнозначен, и иногда по одному признаку можно описать не только форму или разновидность, но и целый вид; во-вторых, трудно и даже, пожалуй, невозможно найти отклонение, точно отличающееся только по одному признаку. Если какой-либо признак появился, то ему обязательно соответствуют определенные внешние либо внутренние условия или те и другие вместе, а если так, то вот уже стало два признака — морфологический и экологический. Кроме того, вследствие сопряженности признаков отклонение в одном из них, как правило, должно привести к изменению и в других.

Основываясь на сказанном, при систематических и флористических работах по шляпочным грибам я считаю невозможным также пользоваться и таксоном «разновидность».

Таким образом, в нашем распоряжении остается только один внутривидовой таксон — форма (forma), который широко используется мной. К форме я отношу всякое отклонение от типичной или, иначе, от «видовой формы» (Васильков, 1954), независимо от того, наследственно постоянно оно или нет, вызвано причинами внутренними или внешними, имеет свою историю (эволюцию) или нет, имеет самостоятельный географический ареал или не имеет и т. д. Такое решение было принято потому, что в настоящее время, как правило, нет еще надежных данных, чтобы различать все отмеченные выше внутривидовые таксоны друг от друга или все вместе от обычных, более или менее стойких и даже вовсе не стойких экологических модификаций — форм, включая такие, как световые и теневые, нормальные и тератологические и т. д.

В некоторых случаях, как мне удалось выявить в отношении *Terfezia Leonis* Tul. и *Scleroderma aurantium* Pers. (Васильков, 1952, 1956в), за разновидности или за особые виды принимались иногда даже отдельные стадии гриба, чему также не приходится удивляться, если учесть слабую изученность биологии и экологии шляпочных грибов.

В природе возрастные стадии гриба иногда сочетаются еще с изменениями, происшедшими под влиянием экологических условий, в результате чего получаются своеобразные экологические стадио-формы (Васильков, 1956в), но это только в том случае, если удастся их различить, в противном же случае и их можно считать просто формами, да они и в самом деле только формы.

В качестве резюме к изложенному о внутривидовых таксонах у шляпочных грибов можно сказать, что выделять среди них в настоящее время подвиды, разновидности и микоризные формы является полной переоцен-

кой сил систематики или, вернее, систематиков. Это, однако, не значит, что совсем не следует и изучать внутривидовые отношения у шляпочных грибов. Наоборот, выявлять многообразие вида очень важно и нужно, как равно и те причины, под влиянием которых происходят те или иные изменения. Не следует только этого делать без соответствующих данных и, тем более, устанавливать внутривидовую иерархию таксонов. Лучше в таких случаях пока ограничиться только одним, очень различным по происхождению и по объему таксоном — формой, оформляя его в соответствии с правилами международной ботанической номенклатуры, т. е. давая особое название и краткий, указывающий на самые основные отличия, диагноз на латинском языке.

В дальнейшем, когда наши знания станут обогащаться в отношении понимания этих форм, последние легко можно будет перевести в более высокие таксоны или разделить на отдельные категории по происхождению. В настоящее же время важно все их выявить в природе и отметить в соответствующих флористических трудах.

После всего сказанного о виде у шляпочных грибов (макромицетов) я считаю уместным несколько остановиться на том же вопросе в отношении микроскопических грибов (микромицетов), особенно паразитных, которые чаще всех других привлекают к себе внимание исследователей.

В прежнее время систематики таких групп, имея дело с каким-нибудь полиморфным, изменчивым, растущим на различных растениях грибом, считали его одним видом со многими формами, обычно приуроченными к различным родам растений-хозяев. В настоящее время такой вид, как правило, разбивается уже на ряд самостоятельных видов на основании того предположения, что паразитные, а иногда и сапрофитные, грибы (кстати резкой границы между этими двумя биологическими категориями провести не удается) в состоянии существовать только на растениях-хозяевах, систематически близких друг к другу. Ввиду этого каждому систематическому роду растений-хозяев должен соответствовать особый вид гриба, а отдельным видам растений — формы его. Необходимо отметить, что данное положение микологи-систематики экспериментальными проверками обычно не подкрепляют и, следовательно, принимают его как аксиому. Но посмотрим, так ли это на самом деле и к чему такой принцип приводит на практике.

Виды устанавливаются в зависимости от их приуроченности к растениям-хозяевам, и, следовательно, признаки самого гриба, в том числе и морфологические, отходят уже на второй план, а иногда с ними даже вовсе не считаются. Однако растение-хозяин в данном случае хотя и очень важный, но тем не менее только один из экологических факторов — субстрат, и видеть в субстрате всю сущность организма, игнорируя ту же его форму, которая соответствует этой сущности (см. выше), я считаю невозможным.

Последователи рассматриваемого направления в качестве аргумента за установление новых видов на каждом роде или даже виде высшего растения выдвигают то, что приспособление к растению-хозяину, особенно при паразитизме, предполагает у гриба наличие особого, только ему одному свойственного, ферментативного аппарата — своего рода «отмычку» для того, чтобы проникнуть и расти на данном растении. Нет сомнения, что это так и есть на самом деле, но мы также знаем, что подобные отмычки могут быть и универсальными или почти универсальными. Известно, например, что определенные виды паразитных грибов растут не на одном, а на целом, иногда очень большом, ряде растений. Так, американский

вид ржавчинного гриба (*Puccinia subnitens* Diet.) в эцидиальной стадии поражает 106 различных видов растений из многих семейств (Наумов, 1952, стр. 116); *Rizoctonia solani* Kühn, бесплодная стадия базидиального гриба паразитирует не менее чем на 160 видах растений, в том числе на моркови, свекле, редьке, щавеле, капусте, огурцах, салате, тыкве, табаке, томатах, ряде сорняков и др. (Наумов, 1952, стр. 375); возбудитель техасской корневой гнили [*Phymatotrichum omnivorum* (Schear) Duggar] из группы несовершенных грибов поражает более 2000 различных видов культурных и диких растений, относящихся более чем к 100 различным семействам покрыто- и голосеменных растений (Дунин, 1956, стр. 4).

Наконец, приведем еще два примера из других систематических групп (не грибов).

1. Омела (*Viscum album* L.), цветковое растение, паразитирует на лиственных породах: тополе, клене, березе, липе, вязах, груше, яблоне, дубах — и на хвойных: сосне, пихте, ели, с очень нерезкой специализацией на биологические расы.

2. Туберкулезная палочка [*Mycobacterium tuberculosis* (Koch) Lehm. et Neum.], облигатнейший из облигатных паразитов, поражает человека, корову, свинью, различных птиц, кролика, морских свинок, мышей и многих других «хозяев» самого различного систематического положения в животном мире.

Как видно из приведенных примеров, одно понятие «паразитизм» никак не вызывает представления об исключительно узкой специализации паразита, чтобы каждому растению-хозяину соответствовал свой особый вид паразита-гриба, не говоря уже о сапрофитных грибах или о таких полупаразитах-полусапрофитах, как возбудитель серой гнили (*Botrytis cinerea* Pers.), многие представители трутовых грибов и т. д.

Правда, здесь нужно отметить, что особой достоверности не имеется и в том, когда сходные по форме грибы, произрастающие на различных субстратах, квалифицируются не видами, а только формами вида. Но при этом по крайней мере избегается безосновательная претензия на знания, которые предполагаются обязательными при квалификации этих в сущности почти не изученных систематических единиц в качестве особых видов, подвидов или разновидностей.

Теперь посмотрим, во что обращается и к какому упрощенчеству нередко приводит описание новых видов с отмеченных выше позиций.

Имея образец неизвестного гриба из определенного рода микромицетов на данном растении, миколог для определения вида прежде всего просматривает общеизвестную сводку грибов по растениям-хозяевам Удеманса (Oudemans, 1926) и современную литературу. Не найдя, что на данном роде, а иногда и виде растения-хозяина был отмечен гриб из определенного рода, миколог считает возможным описать его как новый вид. При этом в самом описании нового вида он обычно уже не считает нужным отметить, к какому другому существующему виду близок вновь описанный. Понятно, чтобы такую отметку сделать, нужно много поработать, нужно представить себе другие близкие виды, но при той установке, которая была принята им, можно вполне обойтись без этого. Можно даже слабо разбираться в грибах вообще и описывать десятки новых видов. Такое положение, по-моему, неблагоприятно должно действовать на молодых научных работников, отнюдь не приучая их к тяжелому труду систематика. А в конце концов в микологии получается масса новых видов грибов, в должной значимости и специфичности которых нередко приходится очень сомневаться.

Далее возникает еще одно принципиальное возражение против указанного направления.

В известной работе А. А. Ячевского о мучнисто-росяных грибах СССР (1927) обширный вид *Leveillula taurica* Arn., паразитирующий на самых различных двудольных растениях, подразделен на формы в зависимости от родов растений-хозяев. В недавно вышедшей монографии П. Н. Головина (1956) этот крупный вид разделен на большой ряд мелких, причем в подавляющем большинстве случаев для каждого семейства цветковых растений, на которых встречается *Leveillula taurica*, установлено по одному отдельному виду гриба. В соответствии с этим все ранее установленные по родам растений-хозяев формы разошлись по новым видам в зависимости от того, к какому семейству каждый род-хозяин принадлежит, а сами новые виды объединены в секции.

Я не буду касаться здесь изменчивости и значимости того морфологического признака, который учитывался в данном случае, именно — размеров и формы первой конидии, развивающейся на верхушках ветвей конидиеносцев, остановлюсь лишь на зависимости этих видов от семейств цветковых растений, семейств-хозяев, какими они в данном случае оказались. Если считается, что один вид гриба поражает только близкие растения в пределах одного семейства, то естественно предположить, что близкие виды в свою очередь будут поражать близкие друг другу семейства и находиться в одной секции. Однако этого как раз не получается и выходит даже наоборот. В секциях содержатся такие виды, которые паразитируют на семействах растений-хозяев самого различного, часто диаметрально противоположного, систематического положения. Так, например, в одну секцию попадают виды, соответствующие и сравнительно низко стоящему в системе семейству *Balsamiaceae*, и вершине эволюции растений — семейству *Compositae*. Вместе с тем, когда для нескольких семейств цветковых — *Umbelliferae*, *Chenopodiaceae*, *Scrophulariaceae* — установлено не по одному виду, а по два, то они разошлись по различным секциям. Мне думается, что все это противоречит принципу выделения видов по субстратам, по растениям-хозяевам.

Переоценка данного экологического фактора при выделении новых видов грибов (я говорю только «переоценка», так как игнорировать этот фактор ни в коем случае нельзя) привела к тому, что даже построение содержания работ по микромицетам, в том числе и монографических, проводят по растениям-хозяевам. Слов нет, можно даже и в отношении шляпочных грибов писать целые труды, размещая виды их по условиям местообитания: пустынные, лесные грибы, грибы березовых лесов, лесов буковых и т. д., но чтобы в систематических монографиях брать признак субстрата за основной — это уже слишком. У микромицетов же эта своеобразная система просто уже вытесняет систему грибов. Безусловно, для практических целей удобно разыскивать и определять виды грибов по растениям-хозяевам, это изредка практикуется и в отношении шляпочных, например в ключах, но возводить такое положение в принцип я считаю невозможным. Систематика грибов должна брать за основу и в первую очередь признаки самих грибов, а не субстрат, на котором они растут.

Литература

Васильков Б. П. 1952. Степные трюфели в СССР. Ботан. матер. Отд. спор. раст. Ботан. инст. АН СССР, 8.

Васильков Б. П. 1954. Опыт изучения вида у шляпочных грибов на примере осиновика — Krombholzia aurantiaca (Roques) Gilb. Ботан. журн., 39, 5.

В а с и л ь к о в Б. П. 1955. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. Изд. АН СССР, М.—Л.

В а с и л ь к о в Б. П. 1956а. Систематический обзор осиновика — Krombholzia aurantiaca (Roques) Gilb. и его форм, встречающихся в СССР. Ботан. матер. Отд. споров. раст. Ботан. инст. АН СССР, 11.

В а с и л ь к о в Б. П. 1956б. Березовик — Krombholzia scabra (Fr.) Karst.— в СССР. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 10.

В а с и л ь к о в Б. П. 1956в. Таксономические отношения у грибов рода Scleroderma Pers. в СССР. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 11.

Г о л о в и н П. Н. 1956. Монографический обзор рода Leveillula Arnaud (мучнисто-росяные грибы сем. Erysiphaceae). Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 10.

Д у н и н М. С. 1956. Достижения в борьбе с болезнями растений. Изд. «Знание», М.

З и н г е р Р. 1939. Об антидарвинистических тенденциях в современной систематике высших базидиальных грибов. Сов. ботаника, 6—7.

З и н г е р Р. 1940. О понятии вида у высших базидиальных грибов. Сов. ботаника, 5—6.

Н а у м о в Н. А. 1952. Болезни сельскохозяйственных растений. Сельхозгиз, М.

Я ч е в с к и й А. А. 1927. Карманный определитель грибов. II. Мучнисто-росяные грибы. Изд. Микролог. лабор. им. Ячевского, Л.

H e i m P. 1954. Observation sur de noyou des Basidiomycètes. Rev. mycol., 19, 3.

M e l i n E. 1925. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Jena.

O u d e m a n s C. A. J. A. 1926. Enumeratio systematica fungorum, V. Haga Comitum.

Л. И. САВИЧ-ЛЮБИЦКАЯ и З. Н. СМИРНОВА

ПОНЯТИЕ О ВИДЕ В БРИОЛОГИИ

Проблема вида, являясь одной из наиболее важных проблем биологии, в последнее время подвергается широкому критическому обсуждению в отношении различных групп растений, особенно сосудистых (см. «Некоторые итоги дискуссии. . .», 1954, стр. 202). Между тем по проблеме вида у мохообразных (печеночных и листостебельных мхов) и по настоящее время, насколько нам известно, не имеется специальных работ, посвященных этому вопросу.

Р. Н. Шляков в статье «О критериях вида у листостебельных мхов», опубликованной в 1956 г., в сущности касается более узкого круга вопросов, намечая критерии лишь для установления истинного таксономического значения форм, рассматриваемых обычно как разновидности.

Понятие «вид» нередко затрагивается в монографиях и флорах, а также в некоторых экспериментальных, цитогенетических и других работах.

Настоящая статья основывается на анализе литературных данных и на обобщении нашего личного опыта систематиков-бриологов. Она является лишь первой попыткой осветить, насколько возможно, понятие «вид» у мохообразных и естественно не может претендовать на всесторонний и достаточно глубокий охват этого вопроса.

В бриологии, как и в других разделах биологии, вид является основной систематической единицей. Поэтому для плодотворной работы каждого систематика-бриолога правильное понимание им вида у мхов является необходимым. Вид в бриосистематике, несмотря на его неравноценность в разных группах организмов, следует рассматривать с общих позиций, более или менее одинаковых для всех разделов ботаники и биологии вообще. Однако вид у мохообразных, являясь общебиологической категорией, наряду с общими чертами обладает и присущим ему своеобразием, отражающим особенности эволюционного развития этой группы растений.

В бриологии понятие «вид» подвергалось с течением времени известной эволюции соответственно уровню развития самой бриологии, с одной стороны, и всех остальных разделов ботаники, с другой. Так, признание реальности существования видов мхов в природе лишь постепенно пришло на смену представлений об их абстрактности.

Однако у зарубежных бриологов и до последнего времени еще нередко можно было встретить высказывания о нереальности вида, абстрактности всех таксономических единиц у мхов (в том числе и вида) и о введении их в науку исключительно ради удобства при систематизации объектов природы. Релль (Röll, 1885, 1886, 1888), например, считал, что все виды сфагнов связаны между собой переходными формами, вследствие чего распо-

знавание видов и их разграничение условны. Он даже внес предложение — осуществлять отнесение того или иного сомнительного экземпляра к определенному виду путем голосования в специально избранной комиссии сфагнологов.

Карл Мюллер (Müller, 1906—1911, S.1) также придерживался точки зрения нереальности вида. «В природе, — говорил он, — существуют не виды, а только индивидуумы». Понятие «вид», по его мнению, внесено лишь для систематизации индивидуумов. Уэлдон (Wheldon, 1908, p. 85) прямо заявил, что «вид» — чисто эмпирический термин.

Позже Леске (Loeske, 1913, S.IX) в монографии сем. *Grimmiaceae* также категорически утверждал, что систематические единицы, включая сюда и виды, представляют собой абстракции. Однако он оговаривался, что у консервативных, мало изменчивых видов «понятие» и «объект» могут очень хорошо соответствовать друг другу.

Французские бриологи конца XIX и начала XX в., например Рено (Renauld, 1894, 1906, 1907), применяли такую иерархию таксономических единиц у мхов, такую их субординацию, что не приходится сомневаться в нереальности вида в понимании этих авторов и в значительной субъективности при установлении этой иерархии. Так, Рено считал, что видам I степени подчинены виды II степени, характеризующиеся меньшим количеством постоянных признаков. Иногда им же устанавливались и виды III степени. Такая же иерархия видов применялась и Аманном (Amann, 1912) в более ранних его работах. Леске (Loeske, 1930, S. 10) восставал против подобных таксономических подразделений вида, ибо таким путем, по его словам, можно дойти до признания необходимости видов X степени и выше.

Позже Аманн (Amann, 1933, p. VIII) выступает с критикой такого направления в бриологии. Он указывает, что после Линнея на смену волевому акту «божества — создателя вида» в науке был выдвинут акт не менее волевой — человека, который путем абстракции создает типы, названные им видами, т. е., как говорит Аманн, «абсолютное и метафизическое понятие вида Линнея» было заменено весьма условным понятием «видовой тип», выделение которого является делом личной оценки.

Касаясь вышеописанной, ранее принятой иерархической субординации видов, Аманн подчеркивает ее искусственный, чисто субъективный характер. Он отмечает, что в бриологии наряду с видовым типом, или видом, различают «мелкие виды», подвиды, расы, разновидности и формы, которые подчинены виду. Однако, добавляет Аманн, и эта субординация недостаточно обоснована, так как в бриологии до сих пор почти полностью отсутствует экспериментальное изучение изменчивости вида, которое помогло бы выяснить, имеются ли в каждом отдельном случае мутации или эфармозы. Таким образом, Аманн ближе подходит к пониманию реальности существования вида в природе, чем его предшественники.

В то же время в бриологической литературе встречались отдельные высказывания относительно реальности вида. Так, Бух (Buch, 1928, S. 9) рассматривает «правильно выделенные виды, как действительно встречающиеся в природе единицы, а не как искусственные конструкции». Леске в работе 1930 г. (стр. 12), не соглашаясь с Бухом, признает реальность существования в природе лишь форм (модификаций).

Но такие высказывания по поводу реальности вида у мхов все же единичны. Этому вопросу в зарубежной бриологической литературе на протяжении всей первой половины XX в. уделяется явно недостаточное внимание. В то же время многие авторы в своих работах, появившихся за

этот период, изучают виды мхов и их изменчивость непосредственно в природных условиях, проводят экспериментальные исследования, выясняют географию и экологию мхов и т. п. Не приходится сомневаться в том, что они признают реальность вида, хотя специально и не высказываются по этому поводу.

Советские бриологи, опираясь на работы еще дореволюционного периода (Руссов, 1889; Навашин, 1897; Комаров, 1901; Еленкин, 1909; Сапегин, 1910; Любицкая, 1914, и др.), правильно подошли к пониманию реальности вида у мхов как объективно существующего в природе. Теперь уже не приходится ставить вопроса о реальности или абстрактности вида в бриологии. Как указывает В. Л. Комаров (1940, стр. 30), «нам, последователям воззрений В. И. Ленина, изложенных в его очерках „Материализм и эмпириокритицизм", реальность видов совершенно очевидна и не нуждается в доказательствах». «Вид есть объективный факт», — говорит он далее (стр. 203).

Одним из важнейших моментов в понимании вида является установление границ вида и его объема. Виды же, как давно известно, неравнозначны в разных группах растительного мира, а потому и объем их и признаки, служащие для их различения, неодинаковы. То, что зачастую является хорошим критерием для разграничения видов мхов, у сосудистых растений обычно не имеет систематического значения, например: формы и размеры клеток пластинки листа и другие микроморфологические и анатомические признаки. Таким образом, мерка, с которой подходит к изучаемой форме бриолог, иная, чем у систематиков низших споровых и сосудистых растений. У микологов, например, часто приобретает большое значение биологический критерий, устанавливающий различие видов по питающим растениям или по культуральным признакам. Мхи в отношении их физиологических различий изучены очень слабо, и потому у них эти признаки, как и у других автотрофов, пока еще не играют роли при установлении границ между видами.

Как известно, виды неравноценны даже в группах более или менее однородных и не весьма значительных в отношении ранга или объема (Купревич, 1949, стр. 22). У мохообразных (Hepaticae, Musci) виды могут быть неравнозначными не только в пределах класса, но и в пределах более мелких систематических групп и даже одной и той же группы.

Виды могут отличаться друг от друга геологическим возрастом, происхождением, т. е. степенью родства с ныне живущими, близкими к ним формами, темпами обособления, характером факторов, под влиянием которых шло это обособление, и пройденными ими путями эволюции.

Особенности исторического развития видов отражаются и в их анатомо-морфологических признаках, в экологии, географии и т. п. У печеночников (Hepaticae), например, в весьма древнем подпорядке анакрогинных юнгерманиевых у рода *Fossombronia* Raddi важным критерием для различения видов являются признаки спор, а именно их структура и, в меньшей степени, их размеры. Виды других родов того же подпорядка, например *Metzgeria* Raddi, *Riccardia* S. F. Gray, *Pellia* Raddi, в основном различаются друг от друга не по структуре спор, а по признакам гаметофита, реже спорофита. У листостебельных мхов (Musci) в пределах подкласса Bryales (Eubrya) критерии выделения и обособления видов в разных родах различны. Так, анатомо-морфологические признаки, выдвигаемые для разграничения видов рода *Bryum* Hedw., совершенно иные, чем служащие для этой цели признаки у рода *Drepanocladus* (C. Müll.) Roth. Если в первом случае признаки строения перистома и распределения полов

приобретают основное значение, то во втором — они почти не играют роли и на первое место выдвигаются признаки строения гаметофита, а именно его листа и стебля.

Но, как указывает В. Л. Комаров (1940, стр. 48), мерка, с которой исследователь подходит к оценке изучаемой им формы, зависит не только «от того, какую категорию видов он изучает», но и «от знакомства его с бóльшим или меньшим числом форм». Поэтому и в бриосистематике при изучении какого-либо вида необходимо знакомство по возможности со всеми видами того же рода, включая и тропические, так как в зависимости от этого может иногда измениться взгляд исследователя на критерии разграничения изучаемых видов и на их объем.

Трудность выявления различий между видами, отмечаемая В. Л. Комаровым (1940, стр. 48) как одно из основных затруднений в систематике цветковых, в бриосистематике значительно возрастает. Здесь даже хорошие видовые различия (а иногда и родовые) часто обнаруживаются только лишь при микроскопическом исследовании, а порой лишь при изучении анатомических препаратов изучаемых мхов. Так, для различения видов рода *Riccardia* необходимо исследование анатомического строения слоевища, ножки спорогона и стенки коробочки. Виды печеночников иногда могут быть различаемы по соотношению размеров спор с шириной элатер, которое является константным [например, у *Riccardia sinuata* (Dicks.) Trev. — 1 : 1, у *R. incurvata* Lindb. — 1 : 2]. Для определения видов рода *Sphagnum* Ehrh. требуются срезы стебля и листьев; для видов рода *Polytrichum* Hedw. одним из важных отличительных признаков является форма и скульптура конечных клеток ассимиляционных пластиночек листьев, что лучше всего выявляется на их срезах.

«Каждое „честное" определение какого-либо вида» из трудного и весьма полиморфного рода *Bryum* «должно основываться, — как говорит Подпера (Podpěra, 1942, p. 8), — по крайней мере, на двух микроскопических препаратах гаметофита и спорофита».

Опытные систематики сосудистых растений обычно уже по общему облику, на глаз, относят растение к тому или иному виду, а потом, в случае необходимости, проверяют глазомерное определение по диагностическим признакам. Несомненно так же поступают и бриологи, но изучаемые ими объекты из-за мелких размеров и своеобразия их строения значительно труднее распознаются по внешнему облику. Так, общий облик часто бывает весьма сходным у близких видов одного рода (например, у печеночников родов *Pellia* Raddi, *Riccia* L., *Cephalozia* Dum. и др.; у листостебельных мхов родов *Bryum* Hedw., *Pohlia* Hedw., *Grimmia* Hedw. и др.). Иногда он сходен даже у видов разных родов и разных семейств; например, виды рода *Cratoneuron* Roth (сем. *Cratoneuraceae*) и рода *Hypnum* Hedw. (сем. *Hypnaceae*) могут быть приняты за виды рода *Drepanocladus* (сем. *Amblystegiaceae*). Тем не менее для различения видов и в бриосистематике внешний облик является существенно важным, ибо, как говорит А. И. Толмачев (1953, стр. 539), он отражает объективно существующую специфику вида — «качественную обособленность вида, находящую более или менее определенное отражение во всем его строении . . .».

Признаки, на основании которых раньше устанавливались виды в бриологии, часто выявлялись путем изучения лишь гербарных экземпляров. Признаки эти считались константными даже в том случае, когда вид описывался по единственному и притом скудному экземпляру. Указание Дарвина (изд. 1939 г.) о необходимости изучения многих экземпляров одного вида не принималось во внимание.

Гербарные экземпляры того же вида, но собранные в разных странах, также часто описывались как самостоятельные виды. Установление «видов» на основе таких «оригинальных экземпляров» надолго затормозило познание вида в бриологии. Леске (Loeske, 1913) указывал, что «основные труды по систематике мхов находятся все еще под влиянием взглядов Линнея, а идей Дарвина нет и следа». В своей позднейшей работе он (Loeske, 1930) считал отсутствие достаточного критерия вида главной причиной разногласий между бриологами в понимании тех или иных видов у мхов.

Таким образом, в бриологии длительно господствовали старые методы классической систематики, и лишь в последние десятилетия стали применяться наряду с ними и новые методы филогенетической систематики, что позволило с новых позиций подойти к пониманию вида у мхов.

Критерии, которыми обычно пользуются для разграничения видов у мохообразных, в сущности те же, что и у сосудистых растений, а именно: анатомо-морфологический (комплекс анатомо-морфологических признаков и наличие морфологического межвидового гиатуса), географический (ареал, т. е. распространение вида), экологический (экологическая ниша, т. е. условия местообитания вида), кариологический (число хромосом, их морфология и др.).

Что же касается палеонтологического критерия, то в бриосистематике он обычно редко используется. Все виды четвертичных мхов тождественны с видами современных, виды же третичных большей частью также отождествляются с современными видами. Остатки мхов из более древних отложений настолько скудны и фрагментарны, что становится невозможным судить об их видовой и даже родовой принадлежности (Dixon, 1927; Савич-Любицкая, 1954а, стр. 88).

Под комплексом анатомо-морфологических признаков вида следует понимать не только совокупность определенных, взаимосвязанных, относительно константных, наследственных анатомо-морфологических признаков гаметофита и спорофита, но и степень изменчивости этих признаков (т. е. амплитуду изменчивости) как определенную реакцию вида на изменения условий внешней среды, что, вместе взятое, характеризует вид.

Рассмотрим на примере видов рода *Drepanocladus* комплекс их анатомо-морфологических признаков. Наиболее важными признаками, существенными для различения видов этого рода (Смирнова, 1954а), являются особенности строения стебля (гиалодермис, центральный пучок), листа (ушки, пильчатость, начальные клетки ризоидов, складчатость), скульптура зубцов перистома, распределение полов (однодомность, двудомность). Дополнительными, менее важными признаками служат форма и окраска листьев, мощность жилки, характер клеточной сети. Наряду с этими признаками имеются многие, более мелкие, изучение которых показало неприменимость их для разграничения видов этого рода.

D. vernicosus (Lindb.) Warnst. хорошо отличается от сходного с ним *D. intermedius* (Lindb.) Warnst. отсутствием гиалодермиса и центрального пучка в стебле, отсутствием ушков у листьев и продольной складчатостью последних. Все эти признаки *D. vernicosus* являются устойчивыми, взаимосвязанными и характеризующими его на всем протяжении ареала. К этому можно прибавить, что и внешний облик этого вида (глянцевитый блеск, своеобразная, крючковидно загнутая верхушка побега, окраска и т. п.) также облегчает его распознавание. Однако в некоторых случаях (мелкие и теневые формы) распознавание этого вида по внешнему облику затрудняется и приходится обращаться к его основным анатомо-морфологическим признакам. К этому можно добавить, что у *D. intermedius* в условиях

крайнего севера центральный пучок может значительно редуцироваться и даже совсем исчезнуть, тогда как гиалодермис и другие анатомо-морфологические признаки сохраняются полностью.

Оба вида растут в разных экологических условиях (*D. vernicosus* — кальциефоб, *D. intermedius* — преимущественно кальциефил), и амплитуда изменчивости их неодинакова. *D. vernicosus* дает различные водные, более или менее погруженные формы, тогда как *D. intermedius*, обладающий вообще более узкой амплитудой изменчивости, почти не дает таких форм. Специальных исследований относительно приспособительного характера признаков обоих видов еще не производилось. Однако известно, что центральный пучок, гиалодермис и ушки у мхов служат для проведения и сохранения воды. Поэтому можно полагать, что у *D. vernicosus* в процессе его исторического развития произошла редукция гиалодермиса, центрального пучка и ушков в результате приспособления к водному образу жизни.

Виды мхов, в зависимости от амплитуды их морфологической изменчивости, могут быть как весьма лабильными, или пластичными (изменчивые виды), так и стабильными, или консервативными (устойчивые виды).

Стабильные виды встречаются как в родах с бо́льшим количеством видов, так и в родах с малым их количеством — олиготипных и монотипных, преобладая в последних, что часто обусловлено большим возрастом рода. Так, например, из слоевищных юнгерманиевых монотипный род *Blasia* L. представлен стабильным, хотя и широко распространенным в северном полушарии видом *B. pusilla* L. Из монотипных родов листостебельных мхов можно упомянуть стабильные виды *Schistostega pennata* Hedw., *Discelium nudum* (Dicks.) Brid., *Catoscopium nigritum* (Hedw.) Brid. и др. В родах, богатых видами, могут быть наряду с полиморфными видами и стабильные, как например у рода *Drepanocladus* — *D. badius* (Hartm.) Roth, у рода *Dicranum* Hedw. — *D. robustum* Blytt и др.

У пластичных, или полиморфных, видов их большая морфологическая изменчивость чаще всего связана с изменениями экологических условий и носит приспособительный характер. Эта адаптивная способность возникла не под непосредственным воздействием среды, но вырабатывалась в течение длительного предшествующего периода.

Способность полиморфных видов определенным образом реагировать на те или иные изменения условий среды закреплялась путем естественного отбора и поэтому вошла в «адаптивную норму» вида (Шмальгаузен, 1940, стр. 523).

Естественно, что на изменения полиморфных видов в природе влияет не один какой-либо фактор, но целый их комплекс. Мхи произрастают преимущественно во влажных и тенистых местообитаниях, поэтому из всех факторов внешней среды для них наибольшее значение имеют влажность и свет. Это особенно существенно ввиду того, что мхи могут впитывать влагу всей своей поверхностью и лишь частично ризоидами, служащими главным образом для прикрепления их к субстрату.

Земноводные мхи, образующие, по Гамсу (Gams, 1932, p. 358), группу сообществ Amphiphytia и, частично, Helophytia, обладают наибольшим изобилием форм, появляющихся в связи с изменением уровня воды и химического ее состава, в связи с обмелением или высыханием водоема, его зарастанием, переходом таких мхов на сушу или обратно в воду, а также в связи с переходом их в другие климатические условия. Полиморфизм земноводных мхов часто приводит как бы к стиранию границ между видами. У таких видов в одинаковых внешних условиях могут возникнуть

параллельные формы, настолько сходные друг с другом, что, например, в роде *Sphagnum* даже у видов разных секций эти формы роста внешне трудно различимы. Поэтому раньше некоторые сфагнологи (например, Релль) считали, что все виды сфагнов связаны друг с другом переходными формами (т. е. между ними отсутствует гиатус).

У полиморфных видов рода *Drepanocladus* морфологическая изменчивость преимущественно признаков гаметофита заходит иногда так далеко, что один и тот же вид описывался как два или три разных вида в зависимости от степени его погружения в воду, целиком или частично, например *D. aduncus* (Hedw.) Moenkem. У некоторых видов того же рода наблюдаются формы, как бы сближающие друг с другом даже виды разных секций [*D. aduncus* f. *pseudo-Sendtneri* Ren. et Lang., *D. aduncus* f. *pseudofluitans* (San.) Moenkem. и др.], что также затрудняет разграничение видов, создавая ложное представление об отсутствии между ними ясного гиатуса. Такие формы можно было бы назвать, согласно А. А. Еленкину (1931, стр. 986), «ложными переходами», т. е. модификациями разных видов, направленными как бы «навстречу друг другу» и «вторично заполняющими разрывы между ними».

Наблюдаемая у видов этого рода параллельная изменчивость некоторых коррелятивных признаков (форма и размеры листа, длина и толщина жилки, соотношение длины и ширины клеток листа) не дает права считать формы, обнаруживающие такую изменчивость, переходными. Так, формы разных видов с выходящей жилкой листа — *D. aduncus* f. *capillifolius* (Warnst.) Moenkem., *D. Sendtneri* f. *aristinervis* Moenkem., *D. exannulatus* f. *Rotae* (De Not.) Moenkem. — возникают при погружении растений в воду, причем они сохраняют комплекс взаимосвязанных признаков, характерных для каждого из этих видов. Поэтому неправ Р. Н. Шляков (1956, стр. 1462), признавая формы, обнаруживающие параллельную изменчивость у видов рода *Drepanocladus*, за «классические примеры» переходных форм. При этом он ссылается на Менкемейера (Mönkemeyer, 1906, S. 37) и З. Н. Смирнову (1948, стр. 466; 1953, стр. 198), понимание которыми такой изменчивости совершенно расходится с его пониманием.

В противоположность обычно легко варьирующим признакам гаметофита, признаки спорофита, в том числе и перистома, являются значительно более консервативными, ибо они в меньшей степени зависят от влияния внешних условий. Однако и эти признаки не могут считаться вполне постоянными. Наблюдения в природе, экспериментальные исследования и монографическое изучение разных систематических групп показывают, что признаки перистома (длина зубцов, высота основной перепонки перистома, анастомозы зубцов, частая их перфорация, папиллозность и т. п.) могут изменяться в зависимости от внешних условий даже в пределах одного и того же вида. Так, например, *Encalypta rhabdocarpa* Schwaegr., полиморфный вид, обитающий в высокогорных и арктических областях, обнаруживает в различных условиях своего обитания изменчивость в степени развития и строении перистома — от вполне нормального до более или менее редуцированного или даже до полностью исчезающего.

Более или менее стойкие различия в строении спорофита, особенно перистома, приводятся обычно для видов рода *Bryum*, многие из которых в стерильном состоянии едва ли могут быть определены, так как признаки гаметофита у них являются более или менее сходными. Однако и у видов этого рода спорофит, при относительном непостоянстве внутреннего перистома по сравнению с наружным, обнаруживает и в структуре послед-

него также некоторую изменчивость (Савич-Любицкая, 1954б, стр. 496).

По мнению Леске (Loeske, 1927, S. 1935), возможность использования признаков спорофита для установления границ вида должна быть исследована для каждой систематической группы мхов, для каждого рода особо.

Наличие у полиморфных видов многочисленных форм, связанных между собой переходами, параллельных, а также ювенильных и сезонных форм, — все это, вместе взятое, создает трудности в распознавании видов. Переходные же формы между видами отсутствуют, т. е. имеется более или менее ясный морфологический межвидовой гиатус (разрыв). Иногда гиатус выражен неясно, кажется отсутствующим, что дает повод некоторым авторам объединять близкие виды, которые при более углубленном их изучении и выявлении новых систематических признаков оказываются самостоятельными видами [например, *Sphagnum subsecundum* Nees и *S. orientale* Lyd. Savicz, *Drepanocladus intermedius* (Lindb.) Warnst. и *D. revolvens* (Turn.) Warnst.]. В других случаях отсутствие гиатуса объясняется очень узким пониманием объема вида, когда за виды принимаются в сущности подвиды, еще связанные переходами с исходной формой.

Как известно, для популяционных видов, к которым относятся и виды мхов, характерна бо́льшая определенность межвидовых границ, чем для клональных (Тахтаджян, 1955, стр. 791; Полянский, 1956, стр. 14). Поэтому гиатус у мхов получает большое практическое значение в качестве видового критерия. Однако не следует забывать, что «гиатус является отражением эволюционного процесса, а не его основой», как справедливо указывает С. Я. Парамонов (1940, стр. 256).

С конца XIX в. в систематике сосудистых растений приобретает значение морфолого-географическая концепция вида, что, однако, в то время не нашло соответствующего отражения в бриосистематике. Только с первой половины XX в. появляются капитальные работы Герцога (Herzog, 1926, 1932), Аманна (Amann, 1928) по географии и экологии мхов и ряд работ, касающихся особенностей географического распространения мхов — их ареалов (Irmscher, 1929; Лазаренко, 1939; Du Rietz, 1940; Савич-Любицкая, 1947; Смирнова, 1954а; Абрамова, 1956, и др.).

Изучение ареала вида в целях применения его непосредственно для характеристики понятия «вид» в сущности использовалось слабо или даже неправильно. Так, например, Стефани (Stephani, 1900—1912) в своей обработке печеночников всего света, неправильно применив географический метод, описал множество так называемых географических видов, т. е. отличающихся друг от друга только своим географическим местоположением. Как отмечает Мюллер (Müller, 1951, S. 166), у Стефани нашлись и подражатели такого «удобного» способа установления новых видов. Однако, как полагает Мюллер, при монографическом изучении отдельных родов многие из этих географических видов несомненно окажутся тождественными с уже описанными видами. Такое неправильное применение географического метода, особенно в отношении печеночников из тропических стран, привело к состоянию хаоса в их систематике. Высказывались даже мнения о необходимости новых повторных сборов и описаний тропических печеночников для внесения ясности в понимание видов из южного полушария и сравнения их с европейскими и североамериканскими видами.

В последнее время при установлении новых видов, помимо основных анатомо-морфологических признаков, в качестве критерия вида все чаще и чаще используется географическое распространение. Среди мхов имеется сравнительно немного космополитных видов, некоторые из них в различ-

ных частях своих ареалов обнаруживают при внешнем морфологическом сходстве и сильную изменчивость [например, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.]; другие же являются более или менее стабильными видами. То же наблюдается и у широко распространенных видов, число которых значительно выше числа видов-космополитов.

Следует иметь в виду, что космополиты и широко распространенные виды мхов все еще недостаточно глубоко изучены. При внешнем морфологическом сходстве различных популяций вида из разных частей его ареала эти популяции могут обладать неодинаковыми амплитудой изменчивости и физиологическими свойствами. Углубленное же изучение их, быть может, позволит или установить стабильность вида, или выявить вместо одного ряд новых видов с более узкими ареалами.

При монографической обработке рода *Drepanocladus* (Смирнова, 1954а, 1954б, 1956) изучение экземпляров почти космополитного вида *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst. из южного полушария дало возможность признать видовую самостоятельность *D. austro-uncinatus* (C. Müll.) Z. Smirn., описанного Мюллером (Müller, 1884, S. 76) как *Hypnum* (*Drepanocladus*) *austro-uncinatum* C. Müll. и включенного позже Бротерусом (Brotherus, 1925, S. 343) в *D. uncinatus*. Вид этот достаточно хорошо отличается от *D. uncinatus* обнаруженными при изучении новыми анатомо-морфологическими признаками (строение стебля, клетки углов основания листа, сильная пористость клеточных стенок листа и др.). Распространение *D. austrouncinatus*, насколько известно, ограничено узкой областью — Западная Патагония, Новая Зеландия и о-в Кергелен. В Патагонии ареалы обоих видов несколько налегают друг на друга.

Изучение ареалов дает часто дополнительный критерий для понимания вида, служащий в одних случаях для объединения двух или более видов в один, а в других — для их разъединения. Так, в связи с уточнением за последние десятилетия ареала *Mnium immarginatum* (Lindb.) Broth., вследствие новых указаний промежуточных местонахождений, исчезло географическое обоснование самостоятельности *M. immarginatum* и *M. arcuatum* Broth. (Савич, 1938, стр. 290; Абрамова и Абрамов, 1956, стр. 90). Это подтвердило правильность объединения Кабиршем (Kabiersch, 1937, S. 14) *M. immarginatum* и *M. arcuatum* в один вид на основании сходства их анатомо-морфологических признаков.

Монографическая обработка рода *Sphagnum* (Савич-Любицкая, 1952, стр. 132) показала, что *S. subsecundum*, рассматриваемый всеми сфагнологами как вид широко распространенный в пределах Евразии, при продвижении на восток от Урала замещается двумя новыми видами — *S. perfoliatum* Lyd. Sav. и *S. orientale* Lyd. Sav. Последние ранее принимались за *S. subsecundum*, но хорошо отличаются от него анатомоморфологическими признаками и ареалами (Савич, 1951, стр. 206).

В настоящее время в бриологии географический критерий широко применяется наряду с анатомо-морфологическим при изучении и установлении видов, выявлении их родственных связей, происхождения, возраста и т. д.

Немаловажное значение имеет и экологический критерий, особенно в сочетании с географическим.

По экологическим требованиям мхи могут быть от приспособленных к разнообразным условиям обитания, повсеместно и большей частью широко распространенных — убиквистов [например, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.] — до узкоспециализированных, приуроченных к строго определенным местообитаниям [например, *Schistidium maritimum* (Turn.)

Br. et Sch., галофит, растет на кремнистых скалах атлантического побережья Европы и Северной Америки].

В некоторых случаях по экологии особи можно судить даже и о ее видовой принадлежности. Так, например, *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb., лесной вид, кальциефоб, по условиям обитания легко отличается от кальциефила, болотного и водного *C. giganteum* (Schimp.) Kindb. Экологические условия накладывают известный отпечаток и на внешний облик обоих видов, что часто позволяет различать их на глаз.

Sphagnum squarrosum Crome, эдификатор лесных и тундровых ассоциаций, обладает сильной до умеренной ацидофильностью, приурочен к местообитаниям с pH 4.1—5.2, в то время как вид той же секции *S. teres* (Schimp.) Aongstr., эдификатор ассоциаций низинных и переходных болот, обладает умеренной до слабой ацидофильностью и приурочен к местообитаниям с pH 6.5. Эти виды хорошо различаются и по внешнему облику.

Использование экологического критерия часто затрудняется тем, что вид в связи с переходом его в другие климатические зоны или с поднятием в горы изменяется, приобретая иные приспособительные черты. Общеизвестно, что многие эпифиты при продвижении на север переходят на скалы (виды родов *Anomodon* Hook. et Tayl., *Neckera* Hedw., *Homalia* Br., Sch., Gmb., *Leucodon* Schwaegr. и др.). Многие виды в различных частях своего ареала по-разному приспосабливаются к химизму субстрата. Так, известно, что некоторые виды, кальциефобные на юге, при продвижении на север становятся кальциефильными. Ясно выраженные кальциефилы, преимущественно скальные виды на юге Сибири, в Арктике часто переходят на почву, особенно песчаную (Савич-Любицкая и Абрамова, 1954а, стр. 597).

Наряду с рассмотренными выше критериями вида необходимо также использовать данные современных методов цитогенетики и цитотаксономии — кариологические критерии. Эти критерии, приобретающие все большее значение у сосудистых растений для целей классификации, у мохообразных, согласно Синуару (Sinoir, 1952, p. 34), играют еще более важную роль. В последние десятилетия в зарубежных бриологических работах много внимания уделяется изучению числа хромосом, их строению и поведению во время редукционного деления ядра клетки. Эти цитологические данные могут служить для разрешения проблем таксономии, филогении и географического распространения.

У мохообразных Хефер (Höfer, 1928, p. 731) обнаружил такое же соотношение между размерами ядра и самого растения, какое было известно ранее для многих родов сосудистых растений. Так, виды рода *Riccardia*, обладающие более крупным слоевищем, имели и более крупные ядра, а виды с более мелким слоевищем имели, соответственно, и более мелкие ядра.

В то время как Хефер (Höfer, 1928, 1932) утверждал, что структура ядра не имеет никакого значения для систематики мхов, Лорбеер (Lorbeer, 1934, S. 565), напротив, установил ряд новых видов печеночников на основании различий по хромосомам, считая, что эти различия могут служить отличительными видовыми признаками.

По данным Лорбеера (Lorbeer, 1934), для оценки вида могут иметь значение следующие коррелятивные признаки: величина (длина) слоевища, величина клеток слоевища, измеренных непосредственно ниже его верхушки, и величина клеточного ядра. У *Riccardia pinguis* (L.) S. F. Gray длина слоевища 20—60 мм, объем ядра 624—1404 μ^3, клетки

слоевища 40×70—80 μ; у *R. incurvata* Lindb. длина слоевища 10—20 мм, объем ядра 204 μ³, клетки слоевища 25—32×60—65 μ; у *R. palmata* (Hedw.) Carruth. длина слоевища 5—10 мм, объем ядра 70—149 μ³, клетки слоевища только 20×30 μ. Можно добавить, что у всех трех видов числа хромосом одинаковы — 10. Два вида рода *Pellia* — *P. epiphylla* (L.) Corda и *P. borealis* Lorb. — внешне не отличаются друг от друга. Первый из них имеет более мелкие краевые клетки слоевища — 30×50 μ и диаметр ядра 9.6 μ. У второго вида краевые клетки слоевища — 30×120 μ и диаметр ядра 12.9 μ.

Иногда между числом хромосом и размерами клеток слоевища наблюдаются известные соотношения, подобные упомянутым выше соотношениям между объемом ядра и размерами клеток. С удвоением числа хромосом увеличиваются и размеры клеточной сети. Величина же спор при этом не изменяется.

Лорбеер (Lorbeer, 1934) установил у ряда близких видов печеночников наличие такой связи между числом хромосом и величиной клеток. Так, в приведенном выше примере, у *P. epiphylla*, вида с мелкими краевыми клетками, число хромосом (*n*) оказалось 9, а у *P. borealis*, с более крупными клетками, оно равнялось 18, т. е. различием чисел хромосом подтвердилась видовая самостоятельность этих двух внешне неразличимых видов, второй из которых оказался диплоидом. *Chiloscyphus polyanthus* (L.) Corda имеет 9 хромосом, а размеры клеток верхушки листа 20—25 μ, тогда как у близкого вида *Ch. pallescens* (Ehrh.) Dum. при наличии 18 хромосом эти клетки крупнее — 30—40 μ. Однако, как отмечает Лорбеер, большинство диплоидных печеночников по величине не отклоняется от гаплоидных.

Для филогенетических целей число хромосом у мохообразных имеет ограниченное применение, для различения же видов оно, по Мюллеру (Müller, 1951, S. 132), во многих случаях является существенным.

Стир (Steere, Anderson, Bryan, 1954, p. 1—76; Steere, 1954a, p. 72; 1954b, p. 93) провел обширные исследования хромосом у популяций свыше 100 видов американских (калифорнийских и аляскинских) листостебельных мхов. Основными задачами этих исследований было: 1) установление числа хромосом местных популяций мхов с целью применения полученных данных для разрешения вопросов филогении, таксономии и географического распространения; 2) изучение поведения хромосом во время мейоза, причем особое внимание уделялось тем явлениям, которые могли иметь значение для понимания видообразования и эволюции мхов.

При сравнении чисел хромосом у европейских и американских популяций одних и тех же видов Стир отмечает, что эти числа не всегда совпадают. Несовпадение чисел хромосом, по мнению Стира, можно объяснить или слишком большим расширением концепции вида, или же ошибками в подсчете хромосом. Следовательно, разные числа хромосом, указанные для европейских и американских популяций, относимых к одному и тому же виду, могут быть использованы как доказательство таксономических различий этих популяций.

Стир отмечает интересный факт, что почти космополитный вид *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. сохраняет одинаковое число хромосом (*n*=13) в разных частях своего обширного ареала (Калифорния, арктическая Аляска и Европа).

Pottia obtusifolia (R. Br.) C. Müll., арктический вид по своему географическому распространению, долго рассматривался как разновидность от

P. Heimii (Hedw.) Fürnr. Как считает Стир (Steere, 1954b, p. 105), отличия *P. obtusifolia*, кроме немногих морфологических признаков, еще и по распространению, и по числу хромосом ($n=50$) от *P. Heimii* ($n=26$), дают достаточное основание для признания *P. obtusifolia* за самостоятельный вид.

Некоторые семейства, как например сем. *Polytrichaceae* ($n=7$) и *Mniaceae* ($n=6$), весьма консервативны в постоянстве низких чисел хромосом, тогда как в сем. *Pottiaceae* (например, у *Tortula muralis* $n=60$ и 66) и у арктических видов рода *Bryum* наблюдается очень высокая степень полиплоидии [например, у *B. arcticum* (R. Br) Br. et Sch. $n=20$, у *B. calophyllum* R. Br. $n=40$]. Согласование в числе хромосом внутри многих родов и семейств мхов является поразительным. Отклонения от этого числа могут происходить, как отмечает Стир, благодаря полиплоидии или фрагментации хромосом.

У мхов, по данным Стира, не столь явно выражено наблюдаемое у сосудистых растений значительное увеличение числа полиплоидных видов при продвижении в арктические районы. Он даже добавляет, что полиплоидия у мхов за Полярным кругом так же обычна, как и в других местах; лишь некоторые чисто арктические виды оказались высокополиплоидными.

На основании сводки всех данных о числах хромосом у листостебельных мхов Стир приходит к заключению, что большинство мхов по своей природе — полиплоиды. Это заключение, как он полагает, должно иметь существенное значение при оценке вида у мхов.

Наблюдения и эксперименты показывают, что полиплоидия у мохообразных проявляется более легко, чем у сосудистых растений, и также приводит к появлению новых видов или рас. Так, например, Веттштейн (Wettstein, 1924c; 1938, S. 36; 1940, S. 382) получил путем регенерирования из ткани спорофита двудомного *Bryum caespiticium* Hedw., т. е. путем апоспории, новую обоеполую диплоидную расу. Эта раса в течение первого года производила только антеридии. В продолжение следующих лет раса давала и архегонии и, наконец, спорофиты. Из спор были получены диплоидные гаметофиты. Через 11 лет раса стала вполне фертильной и была названа *Bryum Corrensii* Wettst. С увеличением фертильности расы было связано уменьшение размеров клеток ее гаметофита (первоначально равнявшихся 37800 μ^3). Ко времени достижения расой полной фертильности размеры ее клеток уменьшились до размеров, типичных для исходной гаплоидной формы (16 900 $м^3$).

Как сообщает Веттштейн (Wettstein, 1940, S. 385), большая изменчивость у мхов, как и у сосудистых растений, иногда может являться следствием их полиплоидии. Согласно Веттштейну (1940, S. 375) и Синуару (Sinoir, 1952, p. 35), и в естественных условиях, помимо случаев спонтанной полиплоидии, увеличение числа хромосом может происходить, как и в эксперименте, в результате апоспории, гибридизации и травмы, что приводит к возникновению новых рас.

Как известно, во многих случаях наблюдается увеличение числа хромосом в 2, 3,4 и более раза (полиплоидия). В других же случаях имеются или неполные наборы хромосом, или содержащие, напротив, одну или несколько сверхкомплектных хромосом (анеуплоидия).

В некоторых случаях для различения видов могут служить половые хромосомы, впервые для растительного мира открытые Алленом у печеночника *Sphaerocarpus Donnellii* Aust. (Allen, 1917, p. 666; Knapp, 1935, 1936).

Два морфологически очень близких вида — *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. и *L. minor* Nees — являются в действительности разными видами вследствие различия в величине их половых хромосом. Оба вида имеют по 9 хромосом, но у *L. heterophylla* среди них обнаружена одна гетерохроматическая макрохромосома, а у *L. minor* — одна гетерохроматическая микрохромосома, почти в два раза меньшая, чем макрохромосома *L. heterophylla*.

Мюллер (Müller, 1954, S. 142) указывает, что *Frullania Jackii* Gott., известная только по ♂ растению и рассматриваемая из-за своего дизъюнктивного распространения как реликт, вероятно, произошла из растения типа *F. dilatata* (L.) Dum. посредством апоспории или апомейоза (подавления редукционного деления). Она обладает, согласно Лорбееру, 17 хромосомами, среди которых имеются 3 точно такие же макрохромосомы, как и у спорофита *F. dilatata*. У *F. dilatata* ♂ растения имеют $n=8$, ♀ растения — $n=9$, спорофит $n=17$; при апоспории же гаметофит должен обнаружить 17 хромосом, т. е. столько же, сколько у ♂ растения *F. Jackii*.

Фрагментация хромосом у мхов наблюдается часто и проявляется не только как различие между видами одного и того же рода (Lowry, 1948, p. 29), но также в пределах одного вида и даже одной и той же популяции (Vaarama, 1953, p. 365). В качестве примера наличия у мхов настоящей анеуплоидии (хромосомные расы внутри самого вида) Стир (Steere, 1954а, p. 74) приводит две популяции *Phascum cuspidatum* var. *americanum* Ren. et Card. ($n=29—30$ и $n=26$) из разных мест побережья Калифорнии.

Мелкие хромосомы, подобные тем, которые Ваарама отождествил с «добавочными» (accesory) хромосомами, встречаются у 25% изученных Стиром калифорнийских мхов и в значительном количестве у аляскинских популяций. Они рассматриваются им как редуцированные биваленты, происшедшие, вероятно, благодаря фрагментации крупных хромосом. У последних (у мхов вообще очень мелких) составные части обычно преждевременно расщепляются. Важным является то обстоятельство, что добавочные хромосомы, по-видимому, встречаются только у полиплоидных видов и рас.

По данным Лорбеера (цит. по Müller, 1951, S. 135), у печеночников картина расположения хромосом в материнских клетках спор во время первого редукционного деления является для систематики полиплоидов крайне важным вспомогательным средством, может быть, вообще самым надежным признаком вида для различения его от расы.

Диплоидные расы с двумя одинаковыми наборами хромосом в гаметофите имеют в тетраплоидном спорофите четыре одинаковых набора хромосом, образуя при редукционном делении от каждого сорта хромосом четверную конфигурацию (например, в виде колец из четырех хромосом). Так, у расы с числом хромосом 9 в тетраплоидном ее спорофите можно ожидать девять конфигураций, из четырех хромосом каждая.

У гаметофита диплоидного вида имеется столько же хромосом, сколько и у диплоидной расы, в тетраплоидном его спорофите образуется столько же бивалентных конфигураций, сколько имелось хромосом в диплоидном гаметофите. Так, например, *Pellia borealis* имеет в гаметофите 18 хромосом, в спорофите 36, а при редукционном делении 18 пар хромосом, а не 9 колец, из четырех хромосом каждое, как это было бы у диплоидной расы.

Трудности в различении видов у мхов увеличиваются еще в связи с существующей у них гибридизацией. Как известно, гибридизация у мхов приводит к образованию гибридного спорофита, обладающего промежу-

точными между обоими родителями признаками, или же, более часто, воспроизводящего признаки лишь одного из них (преимущественно материнского растения).

Гибриды мхов известны уже давно, но иногда они описывались как новые виды или разновидности старых. Байерхофером (цит. по Müller, 1951) еще в 1849 г. описаны гибриды между *Funaria fascicularis* ♀×*F. hygrometrica* ♂ и *Physcomitrium piriforme* ♀×*Funaria hygrometrica* ♂.

Ряд гибридов у мхов описан и другими бриологами. По наблюдениям Тимма (Timm, 1927, S. 1) в природе, среди многочисленных особей *Pogonatum nanum* (Hedw.) P. B. и *P. aloides* (Hedw.) P. B. на довольно большом протяжении росли гибриды этих видов, ранее описывавшиеся как их разновидности.

Можно упомянуть еще один из редких случаев межродовой гибридизации в естественных условиях. Так, Л. И. Савич-Любицкая (Савич, 1924, стр. 5) на основании тщательно изученного материала по трем совместно произрастающим в Арктике видам приходит к заключению, что один из них — *Tetraplodon paradoxus* (R. Br.) Hag, — по-видимому, является гибридом между двумя другими — *T. mnioides* (Hedw.) Br., Sch., Gmb., ♀ и *Voitia hyperborea* Grev. et Arnott ♂.

Некоторые наблюдения в природе над гибридизацией мхов, в том числе и наблюдения Байерхофера, были подтверждены экспериментально. Опыты разных исследователей (Аллена и Кнаппа над печеночниками, Веттштейна над листостебельными мхами) показали, что гибридизация мхов возможна и что скрещивание может происходить не только между географическими расами или разновидностями одного и того же вида, но и между разными видами, а у листостебельных мхов даже между разными родами (Wettstein, 1923; 1924a, 1924b).

Однако явление гибридизации у мхов еще недостаточно изучено, и значение его для видообразования еще полностью не выяснено. Во всяком случае следует отметить, что споры гибридных спорогонов большей частью остаются неспособными к прорастанию и лишь немногие из них развивают слабую, быстро отмирающую протонему; Веттштейну лишь в нескольких случаях удалось получить у гибридов многочисленное потомство.

Не менее важным при определении понятия «вид» является его объем. В бриосистематике существует как очень широкое, так и очень узкое понимание объема вида. Здесь, как и среди систематиков сосудистых растений, также имеются свои «укрупнители» и «дробители» видов, которые внесли не мало путаницы в систематику мхов, например в систематику некоторых полиморфных родов *Sphagnum*, *Drepanocladus* и др. И первое, и второе направления имеют в основе неправильное, часто лишенное историчности, понимание вида, основанное на недостаточной оценке взаимосвязей его со средой и влияния последней на формо- и видообразование.

Слишком дробное понимание вида выхватывает из единства, понимаемого как вид, отдельные его состояния, являющиеся лишь ответной реакцией вида на воздействие среды. В. Л. Комаров (1940, стр. 62) совершенно справедливо указывает, что «там, где мы признаем много мелких видов, легко теряются границы родства, а изложение, построенное на безоговорочной самостоятельности мелких видов, теряет эволюционный, филогенетический характер».

В качестве бриолога-«дробителя» можно назвать Варнсторфа (Warnstorf, 1903, 1906), который устанавливал виды рода *Drepanocladus* только

на основе анатомо-морфологических признаков, признаваемых им a priori устойчивыми. Если он и говорил об изменчивости своих «видов», то рассматривал ее вне общей изменчивости, свойственной всей совокупности близких форм, относимых другими исследователями к одному виду. Так, у этого автора вместо одного вида *D. aduncus* имеется семь мелких видов, весьма близких друг к другу; *D. Kneiffii* (Schimp.) Warnst., *D. aquaticus* (Sanio) Warnst., *D. tenuis* (Schimp.) Klinggr, ex p., *D. subaduncus* Warnst., *D. simplicissimus* (Warnst.) Warnst., *D. capillifolius* (Warnst.) Warnst. и *D. pseudofluitans* (Sanio) Warnst. В настоящее время эти мелкие «виды» Варнсторфа почти всеми бриологами признаются лишь за экологические и, отчасти, сезонные формы *D. aduncus*.

В основе слишком узкого понимания вида иногда лежит также и переоценка значения отдельных морфологических признаков, легко поддающихся даже кратковременным воздействиям среды. Так, например, некоторыми авторами придается большое значение признаку выхождения жилки из листа. На основании почти только одного этого признака и были выделены Варнсторфом два вида — *D. capillifolius* (Warnst.) Warnst. и *D. Rotae* (De Not.) Warnst. Первый объединяет формы с выходящей жилкой двух разных видов — f. *capillifolius* (Warnst.) Moenkem. от *D. aduncus* и f. *aristinervis* Moenkem. от *D. Sendtneri* (Schimp.) Warnst. (Mönkemeyer, 1927, S. 752; 1931, S. 144; Смирнова, 1954а); второй же, *D. Rotae*, является не видом, а погруженной формой от *D. exannulatus* (Смирнова, 1953, 1954а). Несомненно, что в данном случае столь узкое понимание вида у *Drepanocladus* исходило из недостаточной изученности, особенно в природе, изменчивости вида в целом.

Кроме того, при установлении Варнсторфом видов рода *Drepanocladus* имела большое значение и неправильная методика, применявшаяся им при изучении гербарных образцов. Как известно, он брал только верхние части побегов, совсем не исследуя их нижние части. Такая же неудовлетворительная методика применялась им иногда, как он сам отмечал в одной из своих работ, и в отношении других мхов, например сфагнов, что часто приводило его к неправильному пониманию вида и у них.

Более глубокое изучение изменчивости этих «видов» Варнсторфа другими исследователями обнаружило переходы между ними и даже появление на одном и том же побеге листьев, свойственных разным его «видам». Последнее наблюдалось при изменении условий существования данного вида, например при изменении уровня воды в водоеме, смене времен года и т. п.

Крайне узкое понимание вида приводило к полному завуалированию родственных отношений видов и различий между последними. Были созданы многие сотни видов, не соответствующих даже приблизительно принятому в то время понятию «вид», так как в ранг вида возводились чуть не все формы местообитаний. Границы видов устанавливались иногда просто догматически. Все это привело к полной невозможности практически различать многие, особенно полиморфные, виды.

Вместе с тем при изучении мхов встречается и слишком широкое понимание объема вида, когда в один вид объединяются два-три и более близких вида. Чаще всего это объясняется разным подходом авторов к критериям, на которых базируется разграничение этих видов. Так, некоторые авторы отрицают значение однодомности и двудомности как признака при разграничении близких видов. Менкемейер (Mönkemeyer, 1927, S. 772; 1931, S. 148), например, соединяет в один вид *D. revolvens* Moenkem. s. l. два вида, а именно — *D. revolvens* (Turn.) Warnst. и *D. in-*

termedius (Lindb.) Warnst., считая, что между ними нет иных различий, кроме распределения полов. Однако эти два вида хорошо различаются, помимо окраски побегов и распределения полов, формой и размерами клеток листа, перихециальными листьями и структурой зубцов перистома, а также своей биологией, экологией и географическим распространением (Смирнова, 1954а).

Широкое понимание вида у мхов встречается, например, у Эндрюса (Andrews, 1913, 1936—1937, 1941) и у монографа рода *Drepanocladus* — Уинн (Wynne, 1944a, p. 77). Так, Эндрюс весьма широко понимает объем вида у сфагнов; например, его *Sphagnum subsecundum* включает виды *S. inundatum* Russ., *S. Gravetii* Russ., *S. contortum* Schultz, *S. platyphyllum* (Sull.) Warnst.; *S. magellanicum* Brid. объединен им со *S. centrale* C. Jens.; *S. acutifolium* Ehrh. — с *S. rubellum* Wils. и *S. subtile* (Russ.) Warnst.; *S. recurvum* P. B. содержит *S. apiculatum* H. Lindb., *S. amblyphyllum* Russ. и *S. angustifolium* C. Jens. (Савич-Любицкая, 1952, стр. 63).

Уинн (Wynne, 1944a), недостаточно изучив морфологию и экологию европейского вида *Drepanocladus Sendtneri*, нашла возможным совсем изъять его из списка видов рода *Drepanocladus*, включив этот вид в *D. aduncus*. Здесь, следовательно, мы снова встречаемся с явлением недостаточной изученности взаимосвязи видов со средой, с незнанием их биологии, а также и просто с известной долей упрощенчества, как это наблюдается иногда у некоторых бриологов. Слишком широкое понимание вида также нежелательно, ибо оно не выявляет реально существующих в природе видов и мешает их дальнейшему изучению.

В описанных выше случаях неправильное понимание объема вида основывалось преимущественно на изменчивости легко варьирующих признаков гаметофита. Однако детальное изучение и признаков спорофита может значительно сузить объем вида. Р. Н. Шляковым (1951, стр. 234) при изучении близких видов *Dicranum fuscescens* Turn. и *D. congestum* Brid., признаваемых большинством зарубежных бриологов за один вид (*D. fuscescens* Turn. s. l.), кроме известных уже признаков гаметофита, были обнаружены новые их различия по строению зубцов перистома и клеточной сети экзотеция, что позволило автору с бóльшим правом говорить о видовой самостоятельности этих видов.

Но в некоторых случаях переоценка признаков спорофита может привести и к ошибочному, слишком узкому пониманию объема вида: например, разновидности могут быть возведены в ранг вида. Так, Р. Н. Шляков (1951) считает, что между *Oncophorus Wahlenbergii* Brid. и его разновидностью — var. *compactus* (Funck) Br., Sch., Gmb. имеется ряд «устойчивых различий в существенных признаках», в том числе и в признаках спорофита, на основании которых он выделяет эту разновидность в особый вид — *O. compactus* (Funck) Schljak. Не останавливаясь на рассмотрении различий, приводимых Шляковым, следует указать, что *O. Wahlenbergii* является вообще весьма полиморфным аркто-альпийским видом. Отличительные признаки *O. compactus*, преимущественно количественные, входят в амплитуду естественной изменчивости *O. Wahlenbergii*, вследствие чего он не может рассматриваться как самостоятельный вид. Иенсен (Jensen, 1939, p. 292) даже считает его за форму вида — f. *compactus* (Funck) C. Jens., растущую на сухих и открытых местах.

Неправильное понимание видов часто связано, как видно из приведенных выше примеров, с недостаточно глубоким и односторонним (преимущественно морфолого-географическим) изучением видов.

Вид, являясь «качественно-специфическим способом осуществления жизни», включает в себя, согласно К. М. Завадскому (1954, стр. 5), следующие десять существенных взаимосвязанных сторон: организация (морфологический и биохимический критерии), численность, воспроизводство (физиологический критерий), дискретность, пространство (ареал вида), ниша жизни, историчность, устойчивость, многообразие, целостность.

Рассматривая выдвинутые Завадским «существенные стороны» вида, можно отметить некоторые их особенности у мохообразных в сравнении с другими группами растений.

Касаясь организации в целом, следует помнить, что у мхов и гаметофит, и спорофит, представляя различные фазы развития одного и того же целостного организма (мохового растения), характеризуют последний только в совокупности своих взаимосвязанных признаков и свойств. Строение, развитие и образ жизни отдельных видов мхов давно являются предметом изучения, тогда как обмен веществ и другие физиологические процессы исследованы у них еще крайне недостаточно. Биохимические свойства мохообразных также еще слабо изучены, и многие разделы их биохимии почти не разработаны. Характерны для них отсутствие лигнина [1] и преобладание в составе клеточных оболочек древних веществ — пектинов, а также гемицеллюлоз. Биохимический критерий для разграничения видов, ввиду слабой изученности этого вопроса, обычно не применяется. Следует отметить, однако, что отдельные виды сфагнов обладают определенной кислотностью своих клеточных оболочек, характеризующей эти виды (Савич-Любицкая, 1952, стр. 84, 221).

Что касается численности вида, то количество спор, например, у различных печеночников, исчисляемое для одной коробочки, сильно колеблется не только у разных родов, но и у разных видов. Наибольшее количество спор в одной коробочке известно для *Scapania undulata* (L.) Dum.— 1 млн спор. У *Marchantia polymorpha* L., широко распространенного, почти космополитного вида, совокупность спорогонов одной женской подставки может произвести почти 7 млн спор (Müller, 1951, S. 110). Разумеется, не все высыпающиеся из коробочки споры попадают в благоприятные условия для их прорастания и частью погибают, но и оставшееся количество их вполне достаточно для сохранения и распространения вида.

У мхов, помимо полового воспроизведения, крайне распространены разнообразные способы вегетативного размножения. Многие, особенно двудомные, виды почти исключительно стерильны и размножаются лишь вегетативно. В сущности все части растения мха способны при достаточно благоприятных условиях производить вторичную протонему, дающую начало молодым растеньицам. На протонеме (первичной и вторичной) обычно закладывается несколько почек, из которых развиваются растеньица, что обусловливает в большинстве случаев возникновение дерновинок или ковриков. Таким образом, количество особей вида может значительно возрастать.

Дискретность, или естественная обособленность каждого вида от других видов, выражается наличием межвидового гиатуса, значение которого в качестве одного из важнейших критериев вида у мхов указывалось нами ранее (стр. 109).

---

[1] У сфагнов обнаружены предшественники лигнина — ароматические альдегиды в легко подвижной форме, а также фенольный гликозид (Манская и Бардинская, 1954; Манская и Дроздова, 1955).

Как известно, каждый вид характеризуется определенным местом, занимаемым им в экономике природы, т. е. определенным ареалом и определенными условиями обитания. Виды у мхов как у очень древней группы растений в общем отличаются, по сравнению с видами сосудистых растений, большей консервативностью своих систематических признаков, широкой, исторически сложившейся приспособляемостью к изменяющимся условиям жизни, а также значительно более широкими, часто дизъюнктивными ареалами.

Так, Мюллер (Müller, 1951, S. 227) указывает, что голарктические виды печеночных и листостебельных мхов, обнаруженные в южной Патагонии и на о-ве Южная Георгия, оказались идентичными европейским экземплярам тех же видов, тогда как у голарктических папоротников, найденных там же, различают специальные формы или разновидности, а у более молодых — покрытосеменных — иногда даже особые виды.

Мохообразные с геологическим возрастом, восходящим к девону (по спорам), уже в карбоне обнаруживают деление на главные систематические группы (Hepaticae и Musci). Печеночники карбона сравниваются с современными родами слоевищных юнгерманиевых. Виды же третичных мхов большей частью уже отождествляются с современными видами. Следовательно, за истекшие миллионы лет эти виды мхов не претерпели существенных изменений, являясь «живыми ископаемыми».

Можно отметить, что некоторые третичные и доледниковые (Dixon, 1927) листостебельные мхи (*Drepanocladus aduncus*, *D. aduncus* var. *Kneiffii*, *D. Sendtneri*, *D. Sendtneri* f. *Wilsonii* и *D. capillifolius*, являющийся формой с выходящей жилкой от *D. aduncus* или *D. Sendtneri*) обнаруживают изменчивость, сходную с современной. Таким образом, они уже в те эпохи проявляли известное многообразие форм.

Как известно, споры современных мхов в общем обладают большой жизнеспособностью (сопротивляемостью как очень высоким, так и очень низким температурам) и при наступлении неблагоприятных условий могут переходить в анабиотическое состояние (Савич-Любицкая, 1954а, стр. 84). Поэтому нельзя считать, как это предполагает А. И. Толмачев (1953, стр. 534), что споры, попав в неблагоприятные условия, в противоположность семенам, вскоре погибают и неспособны поддерживать существование вида в этих условиях. Так, по опытам Малты (Malta, 1922, S. 241), споры большинства исследованных им верхоплодных листостебельных мхов прорастали после четырехлетнего, а споры *Ceratodon purpureus* — после 16-летнего лежания их в гербарии. У печеночников, по Мюллеру (Müller, 1951, S. 127), также отмечается разная степень засухоустойчивости их спор (1—5½ лет). По данным опытов Е. Я. Зенковой (1946, стр. 53), споры печеночников, в зависимости от условий обитания исходных видов (мезо-гигрофитов или ксерофитов), сохраняли способность к прорастанию после 1 года, 8 и 13 лет лежания в гербарии. По данным Макса (Maks, 1933, p. 125), большой жизнеспособностью обладают споры представителей древнего рода *Riella* Mont., которые прорастали и после 25-летнего пребывания их в высушенном состоянии.

Принимая во внимание некоторые особенности строения и развития мохообразных, можно перейти к определению у них вида. Определение это должно отражать, насколько возможно, существенные признаки вида.

Вид — биологически обособленная в процессе эволюции совокупность связанных между собой переходами популяций [1] — представляет опре-

[1] Вид у мохообразных является популяционным видом, поэтому у них элементарной, не таксономической единицей будет популяция.

деленную целостность в отношении своих морфологических и физиологических признаков и свойств, а также экологии и географии, и обладает известной, свойственной ему амплитудой естественной изменчивости при наличии более или менее ясного межвидового гиатуса (естественной обособленности).

Вид (species) — основная таксономическая единица в бриосистематике. Внутри вида различают более мелкие его подразделения — подвид (subspecies), разновидность (varietas) и форму (forma).

Зарубежные бриологи давно применяют термин «подвид», вкладывая в него, однако, различное содержание. Так, Рено (Renauld, 1894, 1906) считал, что подвиды равнозначны видам II степени, в свою очередь подчиненным определенным видам I степени, отличаясь от последних меньшим количеством постоянных признаков. Аманн (Amann, 1912, p. 12, 13, 345, 346) также признавал эту субординацию видов и устанавливал при видах I степени виды II и даже III степени, считая их за подвиды.

Однако эти подвиды Аманна, или виды II степени, часто представляли собой или вполне самостоятельные виды, или же формы видов. Так, *Sphagnum riparium* Aongstr. и *S. fallax* Klinggr., согласно Аманну, — виды II степени от *S. recurvum*, тогда как первый из них является хорошим видом, а второй — гемиизофильной формой от *S. apiculatum* (=*S. recurvum* pr. p.). Хороший вид *S. parvifolium* (Sendtn.) Warnst. (=*S. angustifolium*) низведен им до вида III степени от *S. recurvum*. Можно отметить еще, что *Drepanocladus orthothecioides* (Lindb.) Amann и *D. contiguus* (Nees) Amann, рассматриваемые Аманном как виды II степени от *D. uncinatus*, являются первый — разновидностью (var. *subjulaceus* Schimp.), а второй — лишь формой от этого вида.

Позже Аманн (Amann, 1933, p. 67) применил вместо subspecies новое обозначение — typus accessorius (добавочный, или вторичный, тип), объединяя их вместе с основным видом в «коллективный главный тип». Так, *Bryum pendulum* Horn. (коллективный главный тип) охватывает у него тип *B. eu-pendulum* Amann и добавочные типы: *B. Machadoi* Roth, *B. orthocarpum* Amann, *B. ardonense* Breidl., *B. angustatum* Ren., *B. compactum* Horn., *B. planifolium* Lindb., *B. ruppinense* Warnst., *B. ateles* Amann, *B. hungaricum* Podp. Аманн отмечает, что *B. ruppinense* и *B. compactum* связаны переходами с *B. pendulum*, являясь первый — псаммоморфозой, а второй — компактной ореоморфозой этого вида. Большинством авторов *B. compactum* рассматривается как разновидность от *B. pendulum*.

Леске (Loeske, 1930, S. 10) в монографии сем. *Grimmiaceae* (Европы) указывает, что виды II степени в конце концов — лишь другое обозначение подвидов или «лучших» разновидностей. По его мнению, подвиды, логически рассуждая, далеко превосходят виды II степени, ибо последние всегда должны быть подчинены главному виду, часто совсем произвольно рассматриваемому как «тип»; подвиды же должны быть координированы внутри «сборного» вида (Sammelart, Gesammtart). Так, «сборный» вид *Schistidium apocarpum* (L.) Br., Sch., Gmb. emend. Loeske распадается, согласно Леске, на шесть подвидов [subspp. *vulgare* (Chal.) Loeske, *gracile* (Schwaegr.) Loeske, *confertum* (Funck) Dix., *pulvinatum* (Hoffm.) Loeske, *brunnescens* (Limpr.) Loeske, *atrofuscum* (Schimp.) Loeske], из которых subsp. *vulgare* соответствует *Sch. apocarpum* большинства авторов, остальные же понимаются различно — как разновидности (var. *confertum* Möll., var. *gracile* Br., Sch., Gmb.), подвиды или как самостоятельные виды (*Sch. confertum* Limpr., *Sch. gracile* Br., Sch., Gmb. и др.).

Насколько запутано понимание таких «сборных», а в сущности недостаточно изученных, видов, показывают исследования Пельтом (Poelt, 1953, S. 248) форм, объединяемых под названием *Sch. gracile* или *Sch. apocarpum* var. *gracile*, которые он провел в Альпах, дополнив их изучением большого гербарного материала из разных мест. В результате своих исследований Пельт приходит к мнению, что *Sch. apocarpum* лучше рассматривать не как «сборный» вид, а как секцию рода. Он подразделяет средне- и северо-европейские формы *gracile* на *Sch. trichodon* (Brid.) Poelt, *Sch. boreale* Poelt, близкий к предыдущему, и *Sch. apocarpum* subsp. *papillosum* (Culm.) Poelt. В некоторых местообитаниях им наблюдалось совместное произрастание различных видов изучаемой группы, что дало возможность выявить их видовую самостоятельность (*Sch. trichodon* и *Sch. boreale*). Пельт дает также эколого-географические характеристики изученных форм *gracile*. Что же касается не изученного им subsp. *vulgare*, то он полагает, что этот полиморфный подвид представляет собой целый конгломерат рас и форм.

А. Д. Смирновой (1949, стр. 389), ввиду неясности систематического положения *Polytrichum Swartzii* Hartm., понимаемого то как вид, то как подвид от *P. commune* Hedw., были проведены наблюдения над этим видом в природе (Горьковская обл.). Ею были обнаружены совместно растущие в одной дерновинке оба вида, причем они уже внешне хорошо отличались друг от друга. Тщательные исследования Смирновой этих видов показали при наличии хороших анатомо-морфологических признаков отсутствие каких-либо переходов между ними, что подтвердило видовую самостоятельность *P. Swartzii*.

Таким образом, сравнительно часто наблюдаемые у мхов факты совместного произрастания двух близких видов могут послужить вспомогательным средством. в тех случаях, когда исследователи не уверены, имеют ли они дело с отдельными видами или с видом и его подвидом.

Приведенные примеры достаточно ясно показывают различное содержание, вкладываемое разными авторами в понятие «подвид», что зависит не только от их субъективного подхода, но и от недостаточной изученности отдельных систематических групп мхов в природе, амплитуды изменчивости видов, их экологии и ареалов.

В. Л. Комаров (1901, стр. 76; 1940, стр. 105) словом «раса», или «подвид», обозначает «такие группы неделимых, которые, отличаясь между собою сравнительно нерезкими признаками, тем не менее твердо передают эти признаки от поколения к поколению». Как он указывает, «систематики — монографы и флористы — преимущественно имеют дело с географическими расами, которые иногда соответствуют малым видам».

Подвид является в сущности еще не вполне отделившимся от исходного видом, отличающимся от него, по сравнению с разновидностью, более многочисленными и более существенными, устойчивыми признаками. Таким образом, подвиды — это географические расы, связанные переходами с основным видом; географические же расы, не связанные с последним переходами, т. е. морфологически вполне обособленные, должны рассматриваться как самостоятельные виды.

Советские бриологи в своих работах почти не применяют понятия «подвид», что отчасти, быть может, является следствием обширности ареалов большинства видов мхов и слабой изученности видов в различных частях их ареалов на протяжении обширной территории Советского Союза. Несомненно, что экспериментальная работа, проведенная в целях проверки наблюдений в природе, значительно содействовала бы выясне-

нию вопроса о наличии в каждом отдельном случае подвида или обособленного вида, или же разновидности.

Широко распространенный бореальный лесной вид *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch., Gmb., продвигаясь далеко в Арктику, сильно изменяется там в своем внешнем облике и строении. Он утрачивает этажеобразный характер роста, становится просто перисто-ветвистым, приобретает более темную окраску; его листья укорачиваются, делаются относительно более широкими и менее зубчатыми и теряют более или менее длинную верхушку, становясь почти тупыми, иногда лишь с маленькой верхушечкой, и почти гладкими вверху на своей спинной стороне. Арктическая форма связана переходами с основной формой. Она первоначально была описана с Аляски как вид *Hypnum alaskanum* Lesq. et James (=*Hylocomium alaskanum* Kindb.). В настоящее время *Hylocomium alaskanum* рассматривается или как самостоятельный вид, или как подвид от *H. splendens*,[1] или же как разновидность от последнего.

Изучение по гербарным материалам *H. splendens* и наблюдения над ним в природе (Савич, 1936, стр. 548), в связи с продвижением его в Арктику, выявили широкую приспособляемость этого вида к изменяющимся внешним условиям и постепенность его переходов к так называемому *H. alaskanum*. Привезенные Б. А. Тихомировым в 1949 г. с Таймырского полуострова живые дерновинки *H. alaskanum* культивировались Л. И. Савич-Любицкой и А. Л. Абрамовой в оранжерее Ботанического института АН СССР в течение почти года. Исследования показали, что за этот короткий срок вновь развивавшиеся части побегов обнаруживали намек на этажеобразную пролификацию, появление дваждыперистого ветвления, более светлой окраски, причем у листьев наблюдалась более длинная верхушечка наряду с большей папиллозностью спинной стороны листа. Таким образом, отличительные признаки *H. alaskanum* оказались сравнительно мало устойчивыми, вследствие чего он не является видом, а скорее всего арктической разновидностью *H. splendens*. К сожалению, кратковременность опыта и недоведение его до конца не позволили установить точнее таксономическое значение этой формы.

В других случаях можно допустить, что процесс дифференциации географической расы в природе зашел настолько далеко, что возник вид близкий, но уже обособленный от исходного, замещающий последний в части его ареала. Так, *Sphagnum subsecundum*, распространенный на европейской территории и в западной Сибири, встречается затем на Камчатке, отсутствуя в восточной Сибири и на Дальнем Востоке, замещаясь здесь близким, по-видимому производным от него, видом *S. orientale*. Подобного же типа дизъюнкции ареалов обнаруживают и другие виды мхов, например *Mnium undulatum* Hedw., встречающийся на европейской территории, отсутствующий в Сибири и на Дальнем Востоке, кроме Камчатки, и замещенный там близким видом — *M. confertidens* Lindb. et Arn. В обоих случаях исходные виды (*S. subsecundum* и *M. undulatum*) длительно сохраняются в тех частях первоначальных, ранее более обширных, ареалов, где условия для их существования остались благоприятными. Новые же, отделившиеся от них, виды (*S. orientale*, *M. confertidens*), возможно, лучше приспособившиеся к суровым условиям Сибири, могли занять здесь значительные пространства, вытеснив отсюда исходные виды.

---

[1] Граут (Grout, 1932, p. 119), приводя для Северной Америки *H. alaskanum*, оговаривается, что его лучше было бы считать за арктический подвид от *H. splendens*.

К внутривидовым категориям относятся еще разновидность и форма.

Разновидность — это совокупность особей одного вида, отличающихся от последнего лишь немногими, преимущественно морфологическими, наследственно закрепленными признаками, которые не могут быть получены в процессе развития любой особи того же вида под временным воздействием факторов внешней среды. Разновидности связаны с видом переходами и приурочены к определенным жизненным условиям в пределах ареала вида. Они обладают свойственной им амплитудой естественной изменчивости, вследствие чего у них, как и у вида, наблюдаются формы, зависящие от условий обитания. Разновидность, являясь этапом эволюционного процесса, может, как образно выражается А. И. Толмачев (1953, стр. 542), «перерасти» с течением времени, при соответствующих условиях, в обособленный вид. Однако не каждая разновидность обязательно переходит в новый вид.

В бриосистематике термин «разновидность» широко используется. Однако в понимании этой внутривидовой категории имеются крайняя запутанность и неясность. Как отмечает Мюллер (Müller, 1951, S. 167), граница между видом и разновидностью очень лабильна и субъективна. За разновидности часто принимаются мелкие виды, а так как установление устойчивости признаков по гербарному материалу трудно или даже невозможно, то столь же часто за разновидности принимаются и экологические формы.

У *Chiloscyphus pallescens* (Ehrh.) Dum. Мюллер (Müller, 1954, S. 612—613) различает две разновидности — var. *fragilis* (Roth) Müll. и var. *fontana* Müll., в природных условиях (окнища на болотах и ключи), отличающиеся от типа внешним обликом и некоторыми другими признаками; в культуре же на почве обе разновидности переходят в типичный *Ch. pallescens*. Мюллер считает, что, хотя эти разновидности в условиях культуры дают исходный вид, все же они должны рассматриваться как разновидности, ибо они на естественных местообитаниях сильно отклоняются от типа. Таким образом, Мюллер сам себе противоречит, признавая за разновидности модификации, т. е. не наследственные формы.

В роде *Fossombronia*, виды которого различаются исключительно по признакам спор, Мюллер (Müller, 1951, S. 545) признает у *F. Wondraczekii* (Corda) Dum. — var. *Loitlesbergeri* (Schiffn.) Chal., отличающуюся от типа более крупными и менее шиповатыми спорами. Однако он сам отмечает, что Шало (Chalaud) нашел в окрестностях Тулузы все переходы между крупноспоровыми и прочими формами вида, вследствие чего невозможно было провести границу между этими формами. Эта разновидность была найдена только в трех местах в пределах ареала вида. Мюллер сохраняет ее в качестве разновидности, так как в настоящее время еще не выяснено, насколько изменчивость признаков спор у данного вида обусловлена условиями его местообитания.

У многих видов разных родов листостебельных мхов с продвижением их в Арктику наблюдается тенденция к образованию туполистных форм с жилкой, исчезающей, не достигая верхушки листа. В высокоарктических условиях различаются уже разновидности, отличающиеся от типа рядом признаков, касающихся строения гаметофита и, реже, спорофита.

Так, у *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., весьма полиморфного вида, в Арктике распространена var. *rotundifolius* Berggr. с тупыми, плоско- и цельнокрайними листьями и с жилкой, исчезающей, не достигая верхушки, с почти прямостоячей, укороченной, светлее окрашенной коробочкой (Савич-Любицкая и Абрамова, 1954б, стр. 637, рис. 1). Эта разно-

видность настолько сильно отличается от типичного *C. purpureus*, что производит впечатление как бы самостоятельного вида. Южнее она обнаруживает переходы к типу. В то же время в Арктике наряду с var. *rotundifolius* встречается *C. purpureus* со свойственными ему заостренными, вверху зазубренными листьями и с жилкой, исчезающей в верхушке листа или выступающей из нее. Уже отмечалось, что *C. purpureus* в разных частях своего ареала, в том числе и в Арктике (на Аляске), обнаруживает одно и то же число хромосом, не образуя, следовательно, полиплоидных рас.

У *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. в арктических условиях наблюдается туполистная разновидность — var. *imbricatum* Br. et Schimp., распространенная также и в альпийском поясе гор. Иногда у var. *imbricatum* на одном и том же побеге попадаются и островатые листья. Наряду с ней в Арктике встречается и *A. palustre* с заостренными и вверху слегка зазубренными листьями (Савич, 1934, стр. 262).

В арктических условиях у видов других родов иногда наблюдается при некотором притуплении верхушки листа удлинение выходящей из нее жилки. Так, например, у полиморфного вида *Encalypta rhabdocarpa* Schwaegr. обнаружена var. *arctica* (Lindb.) Hag., отличающаяся выходящей из верхушки листа более длинной жилкой, а также очень неправильными, ярко окрашенными зубцами перистома и слабо развитым предперистомом коробочки.

У распространенной во всей умеренной, реже и в южной Европе *Funaria dentata* Grome (=*F. calcarea* Wahlenb.) в атлантической и средиземноморской областях (в том числе на Кавказе и в Прибалтике) встречается var. *mediterranea* (Lindb.) Limpr., приуроченная исключительно к известковому субстрату (скалы, стены). Она отличается резко заостренными, цельнокрайними или вверху тупозубчатыми листьями, более мелкими и тонко папиллозными спорами. Монографы сем. *Funariaceae* — Леске (Loeske, 1929, S. 61) и Меллер (Möller, 1936, p. 41) — рассматривают var. *mediterranea* не как вид, подобно некоторым авторам, а как разновидность от *F. dentata*. Эта разновидность связана с видом переходами и распространена преимущественно в южной части его ареала.

Таким образом, все приведенные разновидности — арктические, аркто-альпийская, средиземно-атлантическая, несколько обособляясь в своем географическом распространении, все же не выходят за рамки ареала вида и связаны с ним переходами.

Форма — это совокупность особей данного вида, обладающих признаками, хотя и уклоняющимися от признаков типа, но входящими в амплитуду естественной изменчивости вида. Признаки формы являются количественными и легко обратимыми; они возникают в результате обычной реакции более или менее пластичного вида на изменение условий внешней среды. Следовательно, форма всегда приурочена к определенным условиям обитания и появление ее связано с воздействием определенных факторов или комплекса факторов. Таким образом, признаки формы явно не наследственны, но способность данного вида определенным способом реагировать на определенные воздействия среды является наследственной. В переходных условиях существования вида возникают и переходные по своим признакам формы. Соответственно многообразию факторов среды, влияющих на изменчивость вида, и пластичности последнего, наблюдается и многообразие его форм.

Различают экологические формы, зависящие от условий местообитания, а также формы сезонные, ювенильные и др. Недостаточность наблюдений

в природе приводила к тому, что некоторые из этих форм описывались как разновидности или даже как самостоятельные виды (см. стр. 116). Сезонная форма — f. *pungens* (H. Müll.) Moenkem. от *Drepanocladus aduncus* возникает из различных его водных форм осенью на влажной почве или в мелких лужах и служит для вегетативного размножения вида посредством легко обламывающейся почковидной верхушки побега. Эта сезонная форма, первоначально описанная как вид — *D. simplicissimus*, позже рассматривалась как разновидность — var. *pungens* H. Müll., и лишь наблюдения в природе и опыты помогли выяснить ее истинное таксономическое значение.

Проверкой наблюдений в природе могут также послужить опыты, поставленные в самой природе, например путем пересадок мхов из одних экологических условий в другие в одном и том же районе или из одних районов в другие. При помощи этих опытов можно выяснить истинное таксономическое значение исследуемых форм и их родственные связи, а также амплитуду изменчивости и быстроту реакции вида на изменение среды (Смирнова, 1948, стр. 466).

Следует отметить, что часто неизвестно, какими факторами (или их сочетанием) обусловлено появление в природе той или иной экологической формы и какой степенью их интенсивности вызывается усиление или ослабление, иногда исчезновение, того или иного морфологического видового признака у данной формы.

Ценность экспериментальных исследований воздействия на мхи отдельных факторов при различной их интенсивности показана опытами Эльзы Застров (Zastrow, 1934, S. 65). Она изучала изменения анатомических и морфологических признаков у погруженных в воду разных мхов под воздействием меняющихся физических и химических свойств среды (pH, содержание сероводорода, углекислоты, кислорода, железа и т. п., температура, прямой солнечный свет и т. п.). Критерием жизнестойкости форм, полученных Застров в опытах, были так называемые обратные культуры, в которых ее водные формы ставились снова в условия обитания исходной формы, т. е. взятой из естественных условий. Таким способом проверялась способность форм, подвергавшихся воздействиям того или иного фактора, снова выявить признаки исходной формы (Zastrow, 1934, S. 10).

Из предыдущего обзора, касающегося понимания вида у мохообразных, видно, что в бриосистематике лишь в последнее время подошли к признанию необходимости многостороннего изучения вида с применением новейших методов исследования, в том числе и цитогенетических. Вследствие этого сильно изменились критерии вида, понимание его объема и внутривидовых категорий.

Следовательно, назрела настоятельная потребность в основательном критическом пересмотре накопленного весьма большого фактического материала, преимущественно описательного характера. В связи с этим совершенно необходимым является расширение и углубление наблюдений в природе в сочетании с экспериментальными исследованиями. Это позволит выяснить постоянство или изменчивость тех или иных признаков данного вида и его внутривидовых категорий, амплитуду его естественной изменчивости и т. п.

Далее, несомненно следует уделить больше внимания явлениям гибридизации у мхов, по-видимому, более широко распространенным в природе, чем полагают. Недооценка этих явлений ведет иногда к ошибочному признанию гибридов за самостоятельные виды или за разновид-

ности от материнского вида; иногда же промежуточный характер признаков гибридов может затемнить видовую самостоятельность родительских форм, создавая впечатление как бы переходов между ними. Возможность экспериментального получения в некоторых случаях многочисленного потомства из спор гибридных спорогонов заставляет полагать, что гибридизация и у мхов может послужить одним из источников видообразования.

Цитогенетические исследования мхов, значительно продвинувшиеся за последние годы, весьма способствовали выяснению ряда вопросов их таксономии. Дальнейшее развитие этого направления в бриосистематике несомненно окажется плодотворным и будет содействовать правильному освещению некоторых спорных положений в проблеме вида.

Все это показывает, что разрешение ряда вопросов таксономии у мхов требует совместной работы различных специалистов — систематика-бриолога, физиолога, цитолога, биохимика и др.

Монографическое изучение видов отдельных родов мхов с привлечением данных, полученных в результате наблюдений в природе и в эксперименте, а также с обобщением результатов исследований цитологических, биохимических и других, будет еще более способствовать прогрессивному развитию бриосистематики, а тем самым и разрешению проблемы вида и видообразования у мхов.

Литература

Абрамова А. Л. 1956. Монографический обзор семейства Meesiaceae в СССР. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 10.

Абрамова А. Л. и И. И. Абрамов. 1956. Mnium immarginatum (Lindb.) Broth. из Монголии. Ботан. журн., 41, 1.

Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., 3, Изд. АН СССР, М.—Л.

Еленкин А. А. 1909. Флора мхов Средней России. Изд. Естеств.-истор. музея Е. Н. Шереметевой в с. Михайловском Моск. губ.

Еленкин А. А. 1931. О некоторых съедобных пресноводных водорослях. Природа, 10.

Завадский К. М. 1954. О некоторых вопросах теории вида и видообразования. Вестн. Ленингр. унив., 10.

Зенкова Е. Я. 1946. О жизнеспособности спор печеночных мхов. Сов. ботаника, 1.

Комаров В. Л. 1901. Флора Маньчжурии, 1. Тр. СПб. ботан. сада, 20.

Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, М.—Л.

Купревич В. Ф. 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Комаровские чтения, 5, Изд. АН СССР, М.—Л.

Лазаренко А. С. 1939. Реликты в бриофлоре советского Дальнего Востока. Юбил. сб. в честь 70-летия акад. В. Л. Комарова, Л.

Любицкая Лидия. 1914. Мох Leucobryum glaucum (L.) Schimp. и его формы. Критико-монографическое исследование. Изв. Ботан. сада Петра Великого, 14, 4—6.

Манская С. М. и М. С. Бардинская. 1954. Ароматические соединения клеточной оболочки сфагнового мха. Биохимия. 19, 3.

Манская С. М. и Т. В. Дроздова, 1955. Фенольный гликозид из сфагнового мха. Докл. Акад. наук СССР, 102, 4.

Навашин С. Г. 1897. Мхи Средней России, I. Киев.

Некоторые итоги дискуссии по проблеме вида и видообразования и ее дальнейшие задачи. 1954. Ботан. журн., 39, 2.

Парамонов С. Я. 1940. Возможно ли построение единой биологической системы низших таксономических единиц. Сов. ботаника, 5—6.

Полянский В. И. 1956. О виде у низших водорослей. Изд. АН СССР, М.—Л.

(Руссов Е.) Е. Russow. 1889. Ueber den Begriff «Art» bei den Torfmoosen. Sitzungsber. Naturf. Ges. Univ. Dorpat, 8.

Савич Лидия. 1924. О гибридном происхождении Tetraplodon paradoxus (R. Br.) Hag. Ботан. матер. Инст. споров. раст. Гл. ботан. сада РСФСР, 3, 5.

Савич Л. И. 1934. К флоре мхов Камчатки. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 2.

Савич Л. И. 1936. Мхи архипелага Франца-Иосифа, Северной Земли и о. Визе, собранные В. П. Савичем во время Полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Г. Седов». Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 3.
Савич Л. И. 1938. Несколько новых или интересных видов мхов для СССР. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 4.
Савич Л. И. 1951. Два новых вида сфагнов секции Subsecunda Schlieph. из СССР. Ботан. матер. Отд. споров. раст. Ботан. инст. АН СССР, 7.
Савич-Любицкая Л. И. 1947. Hookeria lucens (L.) Smith в «Гименофилловом» ущелье (Сачохиас) Малоаджарского хребта. Ботан. журн., 32, 4.
Савич-Любицкая Л. И. 1952. Сфагновые (торфяные) мхи. Фл. споров. раст. СССР, 1, 1.
Савич-Любицкая Л. И. 1954а. Andreaeales, Bryales Общая часть. Фл. споров. раст. СССР, 3, 2.
Савич-Любицкая Л. И. 1954б. Обзор рода Bryum Hedw. в СССР. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 9.
Савич-Любицкая Л. И. и А. Л. Абрамова 1954а. Ископаемые мхи из раскопок Таймырского мамонта. Ботан. журн., 39, 4.
Савич-Любицкая Л. И. и А. Л. Абрамова 1954б. К флоре мхов Таймырского полуострова. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. II, 9.
Сапегин А. А. 1910. Мхи горного Крыма. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., 36, Одесса.
Смирнова А. Д. 1949. К систематике Polytrichum Swartzii Hartm. Ботан. журн., 34, 4.
Смирнова З. Н. 1948. О значении метода пересадок при изучении полиморфных видов мхов. Ботан. журн., 33, 5.
Смирнова З. Н. 1953. Этюды по изменчивости видов р. Drepanocladus (C. Müll.) Roth, I. Drepanocladus exannulatus f. Rotae (De Not.) Moenkem. Ботан. матер. Отд. споров. раст. Ботан. инст. АН СССР, 9.
Смирнова З. Н. 1954а. Род Drepanocladus (C. Müll.) Roth. Л. (Диссертация. Ботан. инст. АН СССР).
Смирнова З. Н. 1954б. Род Drepanocladus (C. Müll.) Roth. Автореферат дисс. Л.
Смирнова З. Н. 1956. Заслуживает ли Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst. выделения в самостоятельный род? Ботан. журн., 41, 10.
Тахтаджян А. Л. 1955. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений. Ботан. журн., 40, 6.
Толмачев А. И. 1953. О некоторых вопросах теории видообразования. Ботан. журн., 38, 4.
Шляков Р. Н. 1951. К пониманию некоторых видов рода Dicranum. Ботан. матер. Отд. споров. раст. Ботан. инст. АН СССР, 7.
Шляков Р. Н. 1956. О критериях «вида» у листостебельных мхов. Ботан. журн., 41, 10.
Шмальгаузен И. И. 1940. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. Журн. общ. биологии, 1, 4.

Allen C. E. 1917. A chromosome difference correlated with sex differences in Sphaerocarpus. Science, N. S., 46.
Amann J. 1912. Flore des mousses de la Suisse. II. Bryogéographie de la Suisse. Lausanne.
Amann J. 1928. Bryogéographie de la Suisse. Matér. Flore cryptogam. Suisse, 6, 2, Zurich.
Amann J. 1933. Flore des mousses de la Suisse. III. Révision et additions. Matér. Flore cryptogam. Suisse, 7, 2, Zurich.
Andrews Le Roy. 1913. Sphagnales — Sphagnaceae. North Amer. Flora, 15.
Andrews Le Roy. 1936—1937. Notes on the Warnstorf Sphagnum-Herbarium, I. Ann. bryol., 9.
Andrews Le Roy. 1941. Notes on the Warnstorf Sphagnum-Herbarium, II et III. Bryologist, 44, 4, 6.
Brotherus V. F. 1925. Musci. In Engler's u. Prantl's Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 11.
Buch H. 1928. Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens, II. Soc. sci. fenn., Comment. biol., 3.
Dixon H. N. 1927. Muscineae. In Jongman's Fossilium Catalogus. II. Plantae, pars 13.
Du Rietz G. E. 1940. Problems of bipolar plant distribution. Acta phytogeogr. Suec., 13.

Gams H. 1932. Bryo-cenology (Moss-societies). Manual of Bryology, ed. by Verdoorn. The Hague.

Grout A. J. 1932. Moss Flora of North America north of Mexico, 3, 3.

Herzog Th. 1926. Geographie der Moose. Jena.

Herzog Th. 1932. Geographie. Manual of Bryology, ed. by Verdoorn . The Hague.

Höfer K. 1928. Beiträge zur Karyologie der Moose. Jahrb. wiss. Bot., 69.

Höfer K. 1932. Karyologie. Manual of Bryology, ed. by Verdoorn. The Hague.

Irmscher E. 1929. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. II Teil. Weitere Beiträge zur genetischen Pflanzengeographie unter besonderer Berücksichtigung der Laubmoose. Mitt. Inst. allgem. Bot., 8, 1.

Jensen C. 1939. Skandinaviens Bladmossflora. København.

Kabiersch W. 1937. Studien über die ostasiatischen Arten einiger Laubmoosfamilien (Mniaceae—Bartramiaceae). Hedwigia, 76.

Knapp E. 1935. Zur Frage der genetischen Aktivität des Heterochromatins, nach Untersuchungen am X-Chromosom von Sphaerocarpus Donnellii. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 33.

Knapp E. 1936. Heteroploidie bei Sphaerocarpus. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 54.

Loeske L. 1913. Die Laubmoose Europas. I. Grimmiaceae. Berlin.

Loeske L. 1927. Zur Systematik der Laubmoose. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb., 69.

Loeske L. 1929. Die Laubmoose Europas. II. Funariaceae. Stuttgart.

Loeske L. 1930. Monographie der europäischen Grimmiaceen. Bibl. bot., 101.

Lorbeer G. 1934. Die Zytologie der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung allgemeiner Chromosomenfragen, I. Jahrb. wiss. Bot., 80.

Lowry R. J. 1948. A cytotaxonomic study of the genus Mnium. Mem. Torrey Bot. Club, 20, 2.

Maks V. 1933. Donos k poznavanju rodu Riella. Přirodoslovne Razprave, 2.

Malta N. 1922. Ueber die Lebensdauer der Laubmoossporen. Acta univ. Latv., 4.

Möller H. 1936. Funariaceae. In: Lövmossarnas utbredning i Sverige. Ark. för Bot., 28A, 4.

Mönkemeyer W. 1906. Bryologisches aus der Umgebung Leipzig nebst Beobachtungen über einige Drepanocladen und ihre Formenkreise. Sitzungsber. Naturf. Ges. Leipzig.

Mönkemeyer W. 1927. Die Laubmoose Europas. In Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland, Österreich und der Schweiz, 4, Ergänzungsband.

Mönkemeyer W. 1931. Bryales. In Pascher's Süsswasserflora, 14.

Müller K. 1884. Die auf der Expedition S. M. S. «Gazelle» von Dr. Naumann gesammelten Laubmoose. In Engler's Bot. Jahrb. Systematik, Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr., 5.

Müller K. 1906—1911. Die Lebermoose. In Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland, Österreich und der Schweiz, 6, Aufl. 2, Abt. 1. Leipzig.

Müller K. 1951, 1954. Die Lebermoose Europas (Musci hepatici). In Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland, Österreich und der Schweiz. 6, Aufl. 3, Lief. 1, 2, 4. Leipzig.

Podpěra J. 1942. Bryum generis monographia prodromus, I. Brno.

Podpěra J. 1954. Conspectus muscorum europaeorum. Praha.

Poelt J. 1953. Zur Kenntnis der Gracile-Formen der Sammelart Schistidium apocarpum (L.) Bryol. eur. Sv. Bot. Tidskr., 47, 2.

Renauld F. 1894. Section Harpidium. In: T. Husnot. Muscologia gallica, 2, Cahan.

Renauld F. 1906, 1907. Causerie sur les Harpidia. Rev. bryol., 6; 1.

Röll J. 1885, 1886. Zur Systematik der Torfmoose. Flora, 43; 44.

Röll J. 1888. Artentypen und Formenreihen bei den Torfmoosen. Bot. Centrbl., 34.

Sinoir Y. 1952. Génétique et cytotaxonomie des Bryophytes. Rev. bryol. et lichén., 21.

Steere W. C. 1954a. Chromosome studies of wild populations of american mosses. In: Congrès internat. Bot., Sect. 16, Paris.

Steere W. 1954b. Chromosome number and behavior in arctic mosses. Bot. Gaz., 116, 2.

Steere W. C., L. E. Anderson and V. S. Bryan. 1954. Chromosome studies on californian mosses. Mem. Torrey Bot. Club, 20, 4.

Stephani F. 1900—1912. Species hepaticarum, 1—6. Genève.

Timm R. 1927. Ueber Moosbastarde, insbesondere über die Kreuzungen und Mittelformen zwischen Pogonatum aloides (Hedw.) P. B. und P. nanum (Schreb.) P. B. Hedwigia. 67.

Vaarama A. 1953. Chromosome fragmentation and accessory chromosomes in Orthotrichum tenellum. Hereditas, 39.
Warnstorf C. 1903. Die europäischen Harpidien. Beih. Bot. Centrbl., 13, 4.
Warnstorf C. 1906. Laubmoose. Kryptogamen-Flora der Mark Brandenburg, 2. Leipzig.
Wettstein F. 1923, 1924a. Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. Biol. Centrbl., 43, 44.
Wettstein F. 1924b. Gattungskreuzungen bei Moosen. Ztschr. indukt. Abst. u. Vererb., 33.
Wettstein F. 1924c. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. Ztschr. indukt. Abst. u. Vererb., 33.
Wettstein F. 1938. Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem, 1. Ztschr. indukt. Abst. u. Vererb., 74.
Wettstein F. 1940. Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. II. Zur Frage der Polyploidie als Artbildungsfactor. Ber. Deutsch. bot. Ges., 58, 6.
Wheldon J. A. 1908. Comments on the «Harpidia adunca» of Sanio. Rev. bryol., 4.
Wynne F. 1944a. Studies in Drepanocladus. III. Doubtful and excluded names. Bryologist, 47, 2.
Wynne F. 1944b. Studies in Drepanocladus. IV. Taxonomy. Bryologist, 47, 4.
Zastrow E. 1934. Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser- und Sumpfmoosen. Pflanzenforschung, 17.

С. В. ЮЗЕПЧУК

КОМАРОВСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА, ЕЕ ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ И ОТРАЖЕНИЕ ВО «ФЛОРЕ СССР»

«В систематике сейчас твердая линия на то, чтобы добиться систематического установления монотипных видов, что можно наблюдать как в международной, так и в нашей литературе (пример — большинство обработок во Флоре СССР)».

(В. Л. Комаров. Учение о виде у растений. 1940, стр. 209).

I

Среди так называемых симпозиумов по отдельным вопросам ботаники, так часто предлагаемых вниманию читателей различными западными научными журналами, нередко бывают и посвященные различным аспектам проблемы вида — одной из важнейших ботанических (и вообще биологических) проблем. Один из таких симпозиумов на тему «Полезность понятия о виде» (The utility of the species concept), заслушанный на соединенном собрании трех американских научных обществ, увидел свет на страницах журнала «American Journal of Botany» в 1923 г. в форме ряда статей, разбиравших понятие вид с точки зрения представителей различных ботанических дисциплин. Тут были такие статьи, как «Понятие о виде с точки зрения генетика» Шелла (Shull, 1923), «Понятие о виде с точки зрения морфолога» Гарпера (Harper, 1923), «Понятие о виде с точки зрения физиолога и бактериолога» Рида (Reed, 1923) и, наконец, «Понятие о виде с точки зрения фитопатолога» Стэкмана (Stakman, 1923). Не было в этом симпозиуме только статьи, рассматривавшей понятие о виде с точки зрения флориста (или систематика).

Подчеркиваем, что данный случай игнорирования при обсуждении проблемы вида точки зрения флориста, далеко не единичен. Такое игнорирование не только не справедливо, но и ведет к грубым ошибкам и просчетам. Хорошо известно, что флористика является древнейшей ботанической дисциплиной. Уже первые, пусть еще не вполне «ботанические» сочинения, так называемые «травники», содержали в себе элементы исследований флористического характера, и это отражено даже в заголовках некоторых из них (ср., например, Monardes, 1569; Matthiolus, 1571; Clusius, 1576; Alpinus, 1592; Turner, 1664, и др.).

Как справедливо отмечает Агнесса Арбер(Arber, 1938, p. 268), перу которой принадлежит великолепная, любовно выполненная сводка, посвященная травникам, последние, представляя своеобразную смесь медицинских и ботанических сведений, дали начало как медицинским

сочинениям, именуемым фармакопеями, так и чисто ботаническим «флорам», от которых и получила впоследствии свое название флористика.

Великий Линней был автором двух таких флор — «Flora lapponica» и «Flora suecica», опубликованных (вторая — в первом издании) еще до реформы ботанической номенклатуры. Шедевр Линнея, в котором эта реформа впервые была последовательно проведена, «Species plantarum» (Linnaeus, 1753), также представлял собой сочинение флористического характера, являясь первой попыткой дать то, что И. Т. Радожицкий позднее называл «Всемирной флорой» (Липский, 1899), а еще позднее Энглер — «Обозрением растительного царства» (Regni vegetabilis conspectus) (Engler, 1900). Другое знаменитое сочинение Линнея — «Philosophia botanica» (Linnaeus, 1751) — в основе своей заключало не что иное как историю, теорию, методику, а отчасти и технику флористических исследований. Отсюда видно, что во времена Линнея под именем «ботаника» понималась именно флористика, т. е. дисциплина, в задачи которой входят исчисление, распознавание, правильное наименование и описание всех видов растений, населяющих отдельные части, а в конечном итоге — и всю нашу планету. Это была первоначальная форма, которую принимала систематика растений в то отдаленное время и для которой предлагалось еще и название «фитогнозия», не удержавшееся, однако, в науке («альфа-систематика» американских авторов). Напоминаем, что даже первые («искусственные») системы растений были близки к тому, чтó под названиями «ключ для определения» и «таблица для определения» фигурирует в современных флорах. С развитием других разделов систематики (таксономии и филогении) задачи ее сильно усложнились, что, однако, не привело, и не должно было привести, к ликвидации флористики как правомочного раздела нашей науки, ибо сформулированные выше задачи, стоявшие перед ботаникой в самом начале ее существовния, полностью не разрешены и поныне.

Однако для нас сейчас важно не то, что флористика была первой по времени возникновения ботанической дисциплиной, но то, что она с самого начала столкнулась, и не могла не столкнуться, с видами как с основным объектом своего исследования (мы умышленно ввели упоминание о них в данное выше определение флористики) и вынуждена была заняться разработкой теории вида.

Особо следует отметить то обстоятельство, что именно флористам — Рею (Ray, 1685) и Линнею (Linnaeus, 1738, 1751) — принадлежат и первые определения понятия «вид», а следовательно, и неоспоримый приоритет в деле его научного обоснования.

Но главным моментом, придающим решающее значение воззрениям на вид, сложившимся у флористов, является то, что последним все время приходится наблюдать вид непосредственно в природе, ибо даже гербарные образцы, с которыми им так часто приходится оперировать, представляют собой подлинные документы, фиксирующие определенные моменты, наблюдавшиеся в живой природе. Поэтому только «видам» флориста может быть придано значение конкретных «единиц» эволюции в той форме, как она действительно протекает в природе. Ясно, что обходить точку зрения флористов в вопросе о виде невозможно.

Нетрудно вместе с тем признать, что, как бы ни подходили к изучению видовой категории другие дисциплины, как бы они ни понимали и ни определяли вид, их точка зрения, если только они игнорируют задачи и требования флориста, для последнего не только не приемлема, но и мало интересна и уже, безусловно, не сможет вытеснить то понимание

вида, к которому он сам пришел или приходит на основании наблюдения реально существующих в природе отношений. Так, флорист непременно отметет, как ненужную для него, концепцию вида, провозглашавшуюся Лотси (Lotsy, 1916), который определял «настоящий», или «истинный», вид в качестве совокупности особей одинакового строения («constitution»), не способных образовать более одного рода гамет, ибо длительное существование таких «видов» возможно (по крайней мере у перекрестноопылителей) лишь в культуре при условии гибридного анализа и при постоянном контроле экспериментатора. Не сможет он согласиться и с концепцией ряда авторов, основывающих (как большинство генетиков) свое определение вида на «физиологическом» критерии, восходящем к Кельрейтеру (Koelreuter, 1761), и относящих к одному виду все формы, скрещивающиеся между собой в природе или могущие быть скрещенными друг с другом в культуре, давая плодовитое потомство, как бы эти формы ни отличались друг от друга морфологически, эколого-географически или по своему происхождению (Dobzhansky, 1939; Hiesey, Clausen a. Keck, 1942, и др.). Не встанет флорист и на точку зрения тех авторов, которые выдают за особые виды формы, не отличающиеся от какого-либо вида по всем этим показателям, но в то же время не способные с ними скрещиваться в силу, например, отличий в хромосомальном аппарате (так называемые скрытые виды или «cryptic species» Дарлингтона; см. о них у Розановой, 1940, стр. 308). Не согласится он, далее, и со взглядами тех авторов, которые, определяя вид как «систему» биотипов, генотипов или экотипов (Синская, 1931, стр. 2—9), как бы отказываются признать за виды такие «угасающие» формы, как *Ginkgo biloba* L. или подобные ей архаические типы (*Sequoia gigantea* Endl., *Microcycas calocoma* A. DC.), только потому, что они таких «систем» не образуют (Синская, 1931, стр. 38).

II

Определение вида, данное Линнеем, считается общеизвестным. Обычно за него принимается одна лишь фраза (нужно сказать, довольно неопределенная и нуждающаяся в подробном комментировании) из 157-го афоризма «Philosophia botanica»: «Species tot numeramus . . .».[1] Она неизменно цитируется как выражение метафизических, «креационистских» взглядов Линнея и свойственных ему представлений о «постоянстве видов». Однако, кроме этой фразы, Линнеем, в различных его трудах сказано о виде еще весьма много, и вообще его «credo» по данному вопросу, представляясь достаточно ясным (хотя и не вполне одинаковым в разные моменты деятельности великого ученого), частично расходится с трафаретным истолкованием его точки зрения. Мы не будем излагать здесь полностью и подробно линнеевскую теорию вида, но сведем ее к следующим шести положениям, характеризующим «официальную» точку зрения Линнея, которая по преимуществу и была воспринята последующими ботаниками, сыграв громадную роль в истории нашей науки.

1. Виды являются в представлении Линнея (уже в силу принимаемого им «супернатурального» их происхождения) объективным фактом и вполне реально существуют в природе.

2. Будучи созданными «вначале» и абсолютно константными, виды имеют весьма длительное («извечное») существование. Они качественно

---

[1] «Мы насчитываем столько видов, сколько различных форм было создано вначале».

отличны друг от друга, представляя собой явление необратимое. Линней полагал, что каждый вид должен иметь некое «существенное отличие» (differentia essentialis), отделяющее его от всех других видов рода. Открытие этого отличия нередко нелегко дается, являясь чуть ли не главной целью науки о растениях («res herbaria»). До того, как эта цель будет достигнута, возможно ограничиться чисто описательным приемом, сводящимся к перечислению целого ряда признаков вида, совокупность которых и дает возможность различать виды.

3. В противоположность виду, единственная, принимавшаяся Линнеем, подчиненная виду категория — «разновидность» — имеет, согласно первоначальным взглядам Линнея, кратковременное существование и есть явление обратимое и, таким образом, принципиально (или качественно) отличное от вида. Разновидность — результат воздействия изменившихся условий внешней среды; с возвращением последних к норме — возвращается к основной форме вида и разновидность (1751, § 158). Различение разновидностей поэтому не обязательно для ботаника («Excludi possent varietates e re herbaria»;[1] там же, § 158), и вид, следовательно, есть низшая обязательная классификационная единица, до которой доходит исследование; поэтому в принципе вид, как сейчас говорят, монотипичен.

4. Признаки, отличающие виды друг от друга, обычно являются у Линнея строго морфологическими. Однако Линней хорошо знал о существовании географических и экологических отличий между видами: как правило, он указывал для отдельных видов их ареал или «родину» (patria), а также условия местообитания — «обитание» (habitat).

5. Виды для Линнея (за исключением таких, для которых он допускал гибридное их происхождение) в принципе никак не были связаны друг с другом, — каждый из них был результатом отдельного «акта творения». Если родственные друг другу виды и располагались им очень часто в «Species plantarum» в непосредственном соседстве, то это являлось скорее лишь механическим следствием того, что определительные фразы («differentiae») видов должны были служить для их распознавания, и такое расположение было аналогично помещению рядом морфологически сходных и близких видов в современных «ключах». В иных случаях, однако, близкие виды оказывались расположенными далеко один от другого, будучи разделены между собой одним или несколькими видами, им совсем не близкими.

6. Что касается характера и значимости морфологических признаков, выставлявшихся Линнеем для его видов в качестве отличительных, то в этом отношении виды в его понимании были весьма неравноценными. В соответствии с этим можно подыскать среди видов, установленных Линнеем, такие, которые отвечают любой таксономической единице позднейших авторов: классу, семейству, роду, секции, видовому ряду, хорошо обособленному и более или менее изолированно стоящему «крупному» виду, викарному географическому или экологическому виду, простой мутации и даже «морфе» в смысле А. П. Семенова-Тян-Шанского.

Вряд ли приведенные положения нуждаются в особых комментариях, кроме, может быть, третьего из них. В литературе нередко отражается представление о линнеевских видах как о якобы сложно построенных единицах. Так, Гультен (Hultén, 1951) ошибочно приписывает Линнею тенденцию «систематизировать близко стоящие типы в естественные

[1] «Разновидности могли бы быть опущены из ботанической науки».

виды». В. П. Бочанцев и С. Ю. Липшиц (1955, стр. 542) в недавно опубликованной статье, к которой мы еще вернемся, также считают признаком линнеевского вида, или «линнеона», то, что он «распадается на ряд подвидов». Подобные представления основаны на явном недоразумении и приписывают Линнею приемы и взгляды, которых у него не самом деле не было. Осмысливая линнеевские определения вида и разновидности в сочетании с афоризмом «Excludi possent . . .», нельзя не видеть, что логическим следствием их является признание принципиальной монотипичности всякого вида, что в последнее время особо отмечается зоологами (ср. Майр, Линсли, Юзингер, 1956, стр. 291). Правда, весьма многие виды Линнея фактически являлись сборными, что в некоторых случаях явствовало уже из приводившейся для них синонимики; в других случаях они слагались из «разновидностей», на самом деле не подходивших под определение этой категории у Линнея, и являлись, как мы выразились в другом месте (Юзепчук, 1939, стр. 14), «агрегатами» не слишком близких видов. Но это нисколько не меняет справедливости сделанного выше утверждения, так как фактическая сборность подобных видов была, разумеется, явлением временным и непринципиальным. «Виды» могли фигурировать в таком объеме в работах Линнея лишь в результате крайне недостаточной в то время изученности даже средне- и северо-европейской флоры и слабого знакомства с отдельными ее представителями, а также примитивности диагностических приемов. Только этими обстоятельствами и могло объясняться признание лишь за «разновидности» *Myosotis scorpioides* L. таких форм, как *M. arvensis* Hill и *M. palustris* Lam. (Linnaeus, 1753, p. 131), или за «разновидности» *Primula veris* L. *(P. officinalis) — P. elatior* Hill и *P. acaulis* Jacq. (там же, стр. 142—143) и т. п.

Поэтому последующие авторы действовали совсем в духе Линнея, когда занялись «разукрупнением» линнеевских видов, явно руководствуясь его же формулировками. В. Л. Комаров (1940, стр. 211) в сущности совершенно правильно (хотя по форме несколько упрощенно) заметил, что так называемый линнеон есть то же, что и вид (в его понимании, т. е. в смысле расы, — *С. Ю.*), только вначале он был крупнее, а с усвоением более тонкой диагностики «стал много уже».

Мы приведем здесь некоторые примеры форм, отличающихся друг от друга достаточно скрупулезными признаками и являющихся на самом деле «репрезентативными», т. е. викарными видами («расами», в смысле Коржинского и Комарова), притом как «географическими»(«региональными»), так и «экологическими» [«локальными», в смысле Фирхаппера (Vierhapper, 1919, S. 45)], но трактовавшихся как виды уже самим Линнеем.

Линней принимал за самостоятельные виды европейскую и южноазиатскую расы стрелолиста — *Sagittaria sagittifolia* L. и *S. trifolia* L., различая их только по форме (лопастей) листьев (Linnaeus, 1753, p. 993). Отдельными видами он считал, далее, три расы из сродства *Anemone narcissiflora* L.: сибирскую — *A. sibirica* L. (там же, стр. 541), европейскую — *A. narcissiflora* s. str. и кавказскую — *A. fasciculata* L. (там же, стр. 542). Не менее интересным примером служили европейские крыжовники. Здесь Линней придал видовое значение таким формам, как *Ribes reclinatum* L., *R. grossularia* L. s. str. и *R. uva-crispa* L. (там же, стр. 201), недавно расшифрованным А. И. Поярковой в качестве кавказского (в основном), среднеевропейского и средиземноморского представителей одного и того же типа; первые два, однако, не вполне дифференцированы, отличаясь, по-видимому, лишь одним невыдержанным признаком, и Пояркова их не отделяет друг от друга (Флора СССР, т. 9, 1939, стр. 268—269).

Другим, не менее эффектным примером является «пара» крайне близких видов лапчатки, фигурирующих у Линнея (Linnaeus, 1753, p. 499) с эпитетами, прямо указывающими на различное их распространение: *Potentilla norvegica* L. и *P. monspeliensis* L. Второстепенным мы считаем тот факт, что ареал первой из них выходит далеко за пределы Норвегии (это, впрочем, было известно и Линнею) и что вторая является на самом деле североамериканской расой («географической разновидностью») типа *P. norvegica* s. l. и видовой эпитет присвоен ей по недоразумению, так как в Монпелье она существовала лишь в культуре (Wolf, 1908, S. 404).

Примечательна, далее, такая пара установленных Линнеем (Linnaeus, 1753, p. 139) видов, как *Lycopsis arvensis* L. s. str. и *L. orientalis* L.; названием второй из них Линней вполне правильно отразил различие в распространении этих двух по существу викарных видов («подвидов», по Кунтце и Кузнецову; ср. Кузнецов, 1911, стр. 96 и 104, табл. III). Викаристами (или во всяком случае псевдовикаристами) являются также и линнеевские виды подрода *Adenolinum* рода *Linum* — *L. perenne* L. (s. str.) и *L. austriacum* L. (Linnaeus, 1753, p. 277 и 278). Как виды Линней различал и такие формы, как *Scutellaria supina* L., обитающую «in Sibiria, Tataria» (там же, стр. 598), и *S. alpina* L., обитающую «in alpibus Helvetiae» (там же, стр. 599).

Другую группу примеров образуют формы, относящиеся к так называемым локальным викаристам («экологические виды» Келлера, 1907), также принимавшимся в ряде случаев Линнеем за самостоятельные виды. Из них можно назвать следующие пары линнеевских видов: *Poa angustifolia* L., обитающую «in Europa ad agrorum versuras», и *P. pratensis* L., обитающую «in Europae pratis fertilissimus» (Linnaeus, 1753, p. 67—68); лесной вид *Ranunculus cassubicus* L. (s. str.) и луговой *R. auricomus* L. (там же, стр. 551; оговоримся, что эти «виды» апомиктичны и в связи с этим сборны): боровую *Viola canina* L. s. str. и горную *V. montana* L. (там же, стр. 935). приморскую *Matricaria maritima* L. (там же, стр. 841) и рудеральную *M. inodora* L. (Linnaeus, 1745, стр. 765). Несколько особняком стоит, наконец, такая пара, как *Equisetum fluviatile* L., растущий «in Europa ad ripas lacuum fluviorum», и *E. limosum* L., встречающийся «in Europae paludibus turfosis profundis» (Linnaeus, 1753, стр. 1062), представляющие хотя и экологические, но, очевидно, не константные формы, в настоящее время всеми принимаемые за один и тот же вид.

При желании можно было бы назвать еще немалое количество примеров подобных, весьма близких, репрезентативных видов, установленных Линнеем; случайный характер приведенных примеров оттеняется уже тем, что значительная часть их заимствована из состава родов, обработанных лично нами для «Флоры СССР», а потому нам лучше известных.

Несомненно, подобные примеры не могли не поощрять исследователей, имевших дело с другими линнеевскими видами, о сборном характере которых мы говорили, к их пересмотру и разделению. В разных странах целые плеяды систематиков и флористов конца XVIII и первой половины XIX в. трудились над изжитием фактической и, как мы выше выразились, «непринципиальной» сборности многих линнеевских видов, повышая до степени видов в первую очередь те из «разновидностей» Линнея, которые не подходили под его же определение этой категории. Работа эта началась еще при жизни Линнея. Первой ласточкой явилась замечательная дюшеновская монография рода *Fragaria* L. (Duchesne, 1766), навсегда ликвидировавшая чрезмерную сборность линнеевской *Fragaria vesca* L., пер-

воначально соответствовавшей чуть ли не всему роду *Fragaria* в современном понимании. Один за другим были подвергнуты такому же пересмотру и другие «агрегатные» виды Линнея, которых, как это следует отметить, у него было не так уж много (по-видимому, не более полусотни). Одновременно флористы, имевшие возможность заняться более глубоким изучением различных родов растений и отдельных флор, описывали в качестве видов одну за другой многочисленные другие формы, Линнеем вовсе не различавшиеся или ему не известные, но подходившие под его определение вида и аналогичные по характеру и значению формам, перечисленным выше в качестве примеров установленных еще Линнеем репрезентативных видов.

Достаточно назвать здесь имена Вильденова, Беннингсгаузена, Вейе и Нееса в Германии, Шлейхера в Швейцарии, Элиаса Фриса в Швеции, Вальдштейна и Китайбеля в Венгрии, Салисбюри и Бабингтона в Англии, Пресля и Опица в Чехии, Бертолони в Италии и т. д. Не составили исключения и русские флористы: в том же направлении, как и вышеназванные западные ботаники, в нашей стране работали Паллас, Фишер, Биберштейн, Стевен, Бессер, Андржиевский, Турчанинов, Мейер, Бунге, Черняев, установившие значительное количество видов все такого же порядка. В этой связи следует особо отметить деятельность Фишера, наметившего к описанию множество видов, в качестве видовых эпитетов которых им были избраны различные наименования географического характера, но описавшего лишь сравнительно небольшое количество их. Многие из его видов были впоследствии опубликованы другими авторами, но названия еще большего числа их фигурируют только «in schedis».

Все упомянутые авторы (как иностранные, так и русские), придерживаясь чисто линнеевских представлений о виде, превосходно обходились без такой категории, как «подвид», а Вильденов (Willdenow, 1838) даже сделал специальную декларацию о ее ненужности; число принимавшихся ими разновидностей они умели доводить, в полном соответствии с указанием Линнея на этот счет, до минимума. Поэтому принципиальная монотипичность видов выступала в их трудах разительным образом; особенно следует отметить в качестве иллюстрации этого положения такие труды, как «Flora baicalensi-dahurica . . .» Н. С. Турчанинова (1842—1856), «Verzeichniss . . .» Хр. Стевена (1857), и др. Оба автора очень рано вплотную подошли к тому, что позднее получило название «географическая концепция вида».

III

Перейдем теперь к возникновению представления о виде как сложно построенной или «политипической» единице. Сложилось оно в той форме, в какой существует сейчас, далеко не сразу. Первым шагом к нему было коренное изменение первоначального взгляда на разновидность как на единицу обратимую и кратковременно существующую, не имеющую систематического значения, вторым — введение в практику флористов новых подчиненных виду категорий еще более крупного значения и прежде всего категории «подвида» (subspecies); последний термин впервые появился, сколько известно, в работе Персуна (Persoon, 1802, p. X), но вначале в современном смысле «подвида» чаще применялся линнеевский термин «разновидность», обозначавшийся нередко (как и подвиды Персуна) греческими буквами. Как мы уже показали, такое представление о виде лишь ошибочно связывается с именем Линнея.

Где же, когда и почему оно на самом деле возникло?

Нужно сказать, что история этого вопроса представляет собой хотя и очень важную, но, пожалуй, наиболее слабо разработанную главу учения о виде у растений. Вопрос этот совершенно не освещен в известном труде В. Л. Комарова (1940); он был только поставлен (в иной формулировке), но остался открытым и в нашей, опубликованной годом раньше, статье по проблеме вида (Юзепчук, 1939, стр. 16). Мы не имеем возможности с исчерпывающей детальностью ответить на него и сейчас, так как для этого нужны специальные изыскания. Скажем лишь, что появление и развитие концепции, о которой сейчас идет речь, было явлением исторически вполне закономерным; зарождение этой концепции относится к первой половине XIX в., но широкое распространение она получила лишь в середине прошлого века.

В качестве одной из причин или, лучше сказать, одного из поводов к ее возникновению можно признать все большее и большее знакомство с фактом существования многочисленных промежуточных, или «переходных», форм между различными линнеевскими видами. Факт этот не ускользнул, очевидно, от внимания и самого Линнея, который, однако, не придавал ему слишком большого значения и ограничивался лишь признанием его, говоря, например, о трудности различения видов в некоторых родах. Хорошо был он известен и Ламарку, может быть даже преувеличивавшему его распространенность в природе, но ему как подлинному эволюционисту не приходило в голову не признавать соответствующие единицы за виды. Наоборот, авторов, остававшихся на позициях «изначального» происхождения видов и их абсолютной неизменности, этот факт, разумеется, «не устраивал», так как должен был привести к допущению, что «бесконечное существо» создавало и «плохие виды» — выражение, рано начавшее фигурировать (наряду с выражением «хорошие виды») в работах флористов и систематиков (для нас сейчас не имеет особого значения то, что многие такие виды в действительности вовсе не были «плохими», так как «переходы» к ним являлись в одних случаях помесями, в других — «заходящими» формами, в третьих — просто недоразвитыми или плохо собранными экземплярами). Проще всего было выйти из положения путем развенчания «плохих видов», низводя их до степени «константных разновидностей», а этот термин фигурировал уже у Линнея, у которого, впрочем, значение его несколько парализовалось знаменитым афоризмом «Varietates laevissimas non curat botanicus»,[1] (Linnaeus, 1751, § 310, p. 240), а позднее еще и до степени «рас» (в смысле Декандоля) или «подвидов»; со временем последний термин стал завоевывать все большее и большее распространение в ботанических сочинениях, в особенности, впрочем, уже в последарвиновское время.

Одним из важнейших критериев, необходимых для признания каких-либо форм за отдельные виды, стало считаться наличие более или менее явственного гиатуса между ними. Некоторое значение в качестве причины, способствовавшей утверждению новой видовой концепции, имели и наблюдения над естественными гибридами линнеевских видов или экспериментальное их получение. Подобно человеческим расам стали относить к одному и тому же виду формы, гибриды которых оказывались фертильными. Знаменитое положение о бесплодных гибридах и плодовитых метисах, впервые сформулированное зоологами (Бюффон, цит. по Комарову, 1940, стр. 24), стало применяться и в ботанике под влиянием главным образом работ Кельрейтера (Koelreuter, 1761; русский пере-

[1] «Пусть ботаник не печется о мельчайших разновидностях».

вод — 1940) с соответствующим снижением в ранге многих форм, ранее принимавшихся за виды. Однако следует сказать, что флористы в соблюдении этого правила не были последовательными и, например, виды ив всегда рассматривались ими как таковые, несмотря на обычную фертильность помесей между представителями этого рода.

Но еще более важной причиной возникновения нового представления о виде было общее изменение всего хода развития систематики как науки. Систематика эволюционировала, превращаясь из еще примитивной флористики, вполне удовлетворявшейся искусственными системами, очень похожими на столь милые сердцу флористов ключи для определения, в так называемую таксономию (что в переводе значит «закон о порядке»; «бета-систематика» американцев), видевшую главную свою цель в построении «естественной системы» растений. Уже первые таксономы, начавшие задумываться над доведением естественной системы «до низу», — а они отнюдь не были эволюционистами и принимали, что «естественный порядок» в природе создан все тем же «бесконечным существом», — не могли мириться с отмеченной выше неравноценностью линнеевских видов. Увеличение числа низших категорий позволяло расположить виды Линнея и его непосредственных последователей на различных уровнях и таким образом привести к хотя бы кажущейся равноценности принимаемых видов, безусловно, за счет утраты этой категорией той степени конкретности, какую она имела у флористов-линнеанцев.

Неизбежным следствием такого изменения видовой концепции, в результате которого из реально существующей, основной и в то же время нерасчлененной, единицы исследования вид нередко превращался лишь в одну из подчиненных друг другу ступеней некоторой идеальной и вполне субъективной шкалы таксономических подразделений, явилось зарождение чисто формалистического представления о различном значении и различной таксономической ценности морфологических признаков, отличающих друг от друга различные низшие единицы системы. Ботаники стали говорить о признаках более существенных и признаках менее существенных, о признаках родовых, видовых, подвидовых, разновидностных и т. д. Целые разделы и главы в руководствах или трактатах по ботанике посвящались этим вопросам.

Сошлемся прежде всего на известное руководство Альфонса Декандоля, где постулировано, что существует иерархия признаков, соответствующая иерархии таксономических единиц, и что эта иерархия признаков, основанная на исследованиях «философского» характера, должна согласоваться с устанавливаемой классификацией этих единиц. Декандоль говорил о различных «степенях важности» признаков, причем признаки «первой степени» — это те, которые отличают «царство растений» от других природных тел, признаки «второй степени» — тайнобрачные от явнобрачных, «третьей» и «четвертой» — высшие споровые от низших, однодольные от двудольных и т. п. Излагал Декандоль и те «философские основания», руководствуясь которыми можно было определять «степени важности» отдельных признаков (De Candolle, 1835, 1, p. 512—527).

В другом, значительно более позднем руководстве, составленном Вилькоммом (Willkomm, 1854, S. 9), утверждалось (очевидно, на основании подобных же предпосылок «философского» характера), что признаки, относящиеся к внутреннему строению растений и их истории развития, нельзя признавать за видовые, — виды должны отличаться уже по внешнему облику. Два растения с различно устроенными столбиками, плодами и семенами должны, по Вилькомму, относиться к разным видам;

различная продолжительность жизни (многолетность или однолетность) корней, а также и осевых органов также является видовым признаком. Два растения с одинаковыми продолжительностью жизни, обликом, корой, устройством осевых органов, столбиками, плодами и семенами принадлежат к одному и тому же виду, как бы они ни отличались в остальных признаках, и могут являться лишь разновидностями одного и того же вида и т. д. (там же, стр. 11).

Правда, в этом руководстве, в согласии с практикой Линнея и его прямых последователей, по инерции еще принималось, что самостоятельные и разобщенные ареалы при наличии хотя бы немногих морфологических признаков являются достаточным критерием для признания какой-либо формы за вид. Однако в дальнейшем это положение резко изменилось, и репрезентативные виды («подвиды» многих новейших авторов) как раз больше всего пострадали в смысле отказа от признания за ними видового значения, хотя первоначально термин «подвид» и был придуман не для них: у Вилькомма подвид, например, определялся как совокупность разновидностей, сходных между собой по какому-либо признаку.

Очень важно подчеркнуть здесь, что то изменение представления о виде, о котором здесь идет речь, фактически превратившее вид в сумму или систему по большей части (но отнюдь не всегда) конкретных единиц, совершилось в нашей науке задолго до торжества эволюционного учения и не было с ним непосредственно связано, — совершенно так же, как и «естественная» систематика возникла до систематики филогенетической и помимо каких-либо идей эволюционизма. Как «естественные системы» более крупных систематических единиц (родов, семейств), так и (первоначально) сложно построенные виды додарвиновских систематиков были продуктом чисто метафизического мировоззрения. Известно, однако, что «естественные системы» несомненно явились предвозвестниками систем филогенетических и сыграли в науке очень большую положительную роль. Нельзя отрицать, что аналогичную роль в известной мере сыграла и концепция «сложного» вида; повторяем, что, по представлению Линнея, виды (кроме тех, которым он приписывал гибридное происхождение) создавались независимо друг от друга, в результате отдельных актов творения. Новая концепция вида, объединившая наиболее близкие (пусть только по морфологическим показателям) формы, несомненно положила конец такому положению вещей.

Одним из наиболее явных недостатков политипической концепции вида, впоследствии сильно затормозивших (и еще продолжающих тормозить) развитие подлинно филогенетической систематики низших систематических единиц (в пределах рода), оказалось то, что вполне реальные и конкретные единицы, на выявление которых было положено немало труда первоклассными флористами, были разжалованы из единиц «низших обязательных», иначе основных, в «необязательные». В лучшем случае они стали трактоваться без должного к ним внимания, превращаясь из четко определенных и очерченных во что-то совершенно неопределенное, а то и вовсе выпадали из поля зрения исследователя, теряясь «в тумане синонимики» (Клоков, 1955, стр. 275). Без сомнения, все это наносило флористике большой ущерб, и переход к политипической концепции вообще затормозил развитие флористических исследований по крайней мере в качественном отношении. Однако многих флористов того периода, который Комаров называет «механистическим» и для которого типичен абстрактный и субъективный характер единиц, принимаемых за видовые, такая утрата достижений их предшественников (а иногда

и их собственных в более ранние периоды их деятельности), сопровождавшаяся большим сокращением числа признаваемых за виды единиц, вполне «устраивала». Напомним, что как раз на этот период пришлось написание ряда крупных сводок и в том числе завершающих частей «Prodromus» Декандоля, а также таких флор, как «Flora rossica» Ледебура, «The Flora of British India» Гукера, «Flora orientalis» Буассье, задача составления которых, благодаря подобному изменению точки зрения, сильно облегчалась. Легко мирились с этой утратой и систематики — авторы монографий отдельных родов и семейств, много способствовавшие утверждению политипической концепции, в известной степени связанной с появлением и расцветом работ такого рода. Для чисто флористических работ, в особенности охватывающих сравнительно небольшие районы, политипическая концепция была гораздо менее приемлемой.

Искуственный и субъективный характер критериев для признания данной единицы за вид отразился и на многочисленных определениях вида, дававшихся учеными «механистического» периода. Обычно эти определения формулировались таким образом, что позволяли вкладывать в понятие «вид» любое содержание и указывали в весьма туманных выражениях преимущественно лишь на сходство особей, входящих в состав вида (ср., например, De Candolle, 1837, p. 235). Многие авторы прямо говорили о субъективности понятия «вид», и такой взгляд на него держался в литературе очень долго — вплоть до самого последнего времени; иногда эта субъективность подчеркивалась уже в самом определении вида [ср. в особенности определение Мебиуса (1873), цитированное нами в другом месте (Юзепчук, 1939, стр. 24)].

IV

Известное выступление Дарвина, сыгравшее во многих отношениях роль поворотного пункта в истории биологии, совпало по времени с наличием уже достаточно прочно укоренившейся концепции «сборного» и потому абстрактного вида. Дарвин непосредственно соприкасался с такими флористами, как Бентам и Гукер, бывшими в его глазах наиболее крупными авторитетами в области систематики, а эти авторы приняли большое участие в начавшейся кампании массового «снижения» видов прежних авторов до степени «подчиненных» виду единиц — подвидов и разновидностей, причем тот или иной ранг присваивался различным формам на вполне субъективных основаниях. По словам самого Дарвина (Darwin, 1901, p. 57), единственным руководящим началом тут могло быть только «мнение натуралистов, обладающих здравым смыслом и большой опытностью». Тому обстоятельству, что Дарвину приходилось иметь дело с начавшей господствовать в его время политипической концепцией вида, было обязано непонимание многими авторами позиции, занятой им в вопросе о реальности вида, и приписывание ему некоторой якобы «нечеткости» (или непоследовательности) взглядов по этому вопросу. На самом деле такой нечеткости у Дарвина не было. Дарвин несомненно проводил различие между, как сейчас выражаются, «таксонами» и «биологическими отдельностями». Говоря о происхождении видов, он должен был понимать вид в том смысле, в каком Коржинский и Комаров впоследствии стали употреблять термин «раса». Как это справедливо отмечал В. Л. Комаров (1901а, стр. 81), писать о происхождении «укрупненных» видов, обнимающих по нескольку различных рас или подвидов, не считая еще значительного числа разновидностей и форм,

т. е. о происхождении видов в кавычках, а на самом деле «абстрактных обобщений» или «логических отвлечений», не входит в задачу биолога, так как «рассматриваемый с этой точки зрения вопрос о происхождении видов есть скорей логический, чем биологический вопрос, т. е. гораздо более вопрос о том, каким образом составилось в нашем уме данное понятие, чем вопрос о том, как произошло данное явление природы». Знаменательно, что в своей вводной статье к русскому переводу главнейшего труда другого великого эволюциониста, Ламарка, В. Л. Комаров (1935, стр. XXXI) отмечал, что, и по Ламарку, вид существует не как тип и не как сборный вид, но как раса.

Широко пользуясь в своем труде терминами «вид» и «разновидность», а в более редких случаях и термином «подвид», и подчеркивая условность этих обозначений, придуманных, как он писал, «для удобства», Дарвин выражал их применением лишь возрастание степени отличий между биологическими отдельностями (расами). Известны его афоризмы: «разновидность есть зачинающийся вид», «вид есть лишь резко обозначившаяся разновидность», «подвид есть форма, приближающаяся к виду, но еще не вполне достигшая этой степени», и т. п. Никакой принципиальной разницы между этими тремя категориями Дарвин не видел.

Читая Дарвина, необходимо всегда помнить, что его «разновидности» отнюдь не представляли собой «растений, измененных вследствие случайных причин», и не могли быть «исключены» из ботаники, как писал Линней за сто лет до Дарвина. В промежутке времени между Линнеем и Дарвином наука пережила, как мы видели, две фазы: массовое установление видов, соответствующих теоретическому представлению о них Линнея, и объединение видов в единицы сборного характера (при возникновении концепции политипического вида). Для отчетливого представления о дарвиновских «разновидностях» следует обратить особое внимание на следующие места второй главы «Происхождения видов» (1873):

1. Ссылка на Уотсона, который указывал Дарвину на 182 британских растения, рассматриваемых обычно в качестве разновидностей, но которые до того квалифицировались ботаниками как виды, причем Уотсон, составляя свой список, вовсе опустил ряд «ничтожных» (trifling) разновидностей, которые тем не менее принимались некоторыми ботаниками за виды, и не касался видов «высоко полиморфных» родов (цит. соч., стр. 57—58).

2. Места, где прямо говорится о географических расах птиц и насекомых, принимаемых одними натуралистами за несомненные виды, — причем Дарвин в одном случае употребляет выражение «репрезентативные виды», — а другими лишь за разновидности (там же, стр. 58; ср. также стр. 59); напомним, что «репрезентативные виды» нередко принимались за виды и Линнеем, и соединение их в один вид относится в этих случаях к более позднему времени.

3. Места, из которых явствует, что во времена Дарвина снова считались за один вид даже некоторые из «агрегатных» видов Линнея, о которых говорилось выше, в частности *Primula veris* L. и *Quercus robur* L. (там же, стр. 39—40).[1]

Как это уже подчеркивалось в советской литературе (Юзепчук, 1939; Купревич, 1949), Дарвин иронизировал по поводу постоянных споров

---

[1] Места эти были исключены из последующих изданий книги Дарвина, в частности из цитируемого в настоящей статье английского издания 1901 г. (соответствующего каноническому шестому изданию 1872 г.).

между систематиками о том, считать ли какую-либо форму за вид или только за разновидность. Он писал: «Не подлежит сомнению, что многие формы, признаваемые высококомпетентными судьями за разновидности, в такой степени похожи на виды, что они признавались за таковые другими высококомпетентными судьями. Однако спорить по поводу того, следует ли их назвать видами или разновидностями, пока не существует общепризнанного определения этих терминов, значило бы зря сотрясать воздух» (Darwin, 1901, p. 61). И, безусловно, не было простым совпадением то, что оба великих эволюциониста прошлого века сошлись и в этом своем мнении [по Ламарку (1937, стр. 59), «нам приходится прибегать к произвольному определению, побуждающему нас то выискивать малейшие оттенки разновидностей, чтобы получить признак так называемого вида, то выдавать за разновидность такого-то вида мало отличающиеся особи, на которые другие смотрят как на особый вид»]. Дарвин мечтал о том времени, когда, оставив подобные бесплодные споры, «систематики смогут по-прежнему заниматься своим делом», будучи, однако, избавлены «от постоянного, как призрак преследующего их сомнения, является ли та или иная форма истинным видом. . . И я уверен, что это будет немалым облегчением» (Darwin, 1901, p. 664). Он намекал и на тот выход из создавшегося положения, который ему представлялся наиболее целесообразным: признание за виды форм, трактовавшихся до того в качестве разновидностей, т. е. «начинающихся» видов за уже существующие (подобно тому как мы ребенка признаем за человека). Отметим также, что в своей известной схеме «филогенетического древа» Дарвин изображал виды простыми линиями, представляя их себе как отдельные этапы в эволюции организмов, протекавшие от одной точки — момента возникновения разновидности до другой, конечной — момента гибели вида или распада его на новые. Что касается вопроса о реальности вида, то дарвиновское представление о нем впоследствии было очень хорошо охарактеризовано К. А. Тимирязевым (1922, стр. 73), давшим следующую, часто цитируемую формулировку: «Вида как категории строго определенной, всегда равной себе и неизменной в природе не существует; утверждать обратное значило бы действительно повторять старую ошибку схоластиков-реалистов. Но рядом с этим и совершенно независимо от этого вывода мы должны признать, что виды в наблюдаемый нами момент имеют реальное существование. . .».

Первая половина этой цитаты имеет в виду бесплодные попытки метафизиков добиться таксономической «равноценности видов» — все равно, будем ли мы это делать путем допущения «политипичности» многих из них и признания за виды только одних «крупных видов» или же, наоборот, став на точку зрения Жордана и вообще сторонников одних только «мелких» видов, за сравнительно немногими исключениями не имеющих в природе длительного существования. Вторая половина цитаты, говорящая о реальном существовании видов, несомненно имеет в виду виды — расы, захваченные в отдельные и различные моменты их жизни и потому разновозрастные и неравноценные, ибо соединение двух или нескольких молодых видов в один сборный лишает последний реальности, придавая понятию «вид» чисто условный характер. Здесь уместно процитировать подлинные слова Дарвина, поясняющие, как он сам понимал реальное существование вида: «Подводя итог, я полагаю, что вид бывает вполне удовлетворительно очерченным объектом и ни в какой отрезок времени не представляет нераспутываемого хаоса изменяющихся и промежуточных звеньев» (Darwin, 1901, p. 213). Далее он говорит о причинах этой отно-

сительной отчетливости видов, главную из которых видел в вымирании промежуточных форм.

V

Необходимо, однако, сказать, что подавляющее большинство ботаников в свое время не вняло цитированным выше словам Дарвина о сомнениях относительного ранга низших таксономических единиц как о «призраке» и, за исключением разве Кернера (о трудах которого мы скажем дальше), далеко не сразу приступило к попыткам осуществить его пожелание о переходе систематиков к более спокойному занятию своим делом. Наоборот, то обстоятельство, что Дарвин сам оперировал с таксономическими понятиями «разновидность», «подвид» и «вид», все время, однако, оговаривая их условность и субъективность, казалось, оправдывало сторонников концепции политипического вида. Поэтому как по объему видовой категории, так и по применяемым номенклатурным приемам флористические и систематические работы ботаников последарвинского периода сначала мало отличались от тех додарвиновских работ, в которых уже проводилась в первоначальной форме концепция политипического вида.

В нашем отечестве флористика и систематика пережили хорошо выраженный период господства концепции «полиморфного», или политипического, вида. После Траутфеттера, написавшего известные дополнения («Incrementa») к «Флоре» Ледебура и шедшего в отдельных своих работах значительно дальше последнего по пути укрупнения и сложного построения видовой единицы, здесь нужно назвать еще Э. Регеля, Гердера, Максимовича и Шмальгаузена. В конце прошлого века и в самом начале нынешнего большую роль в смысле утверждения этой концепции сыграли работы Н. И. Кузнецова и представителей его школы. Кузнецов стоял в понимании вида на сугубо формально-морфологической точке зрения. Сейчас уже несколько странно читать отдельные пассажи из его монографии подрода *Eugentiana* Kusnez. рода *Gentiana* L. (Кузнецов, 1894), опубликованной спустя 25—30 лет после работ Кернера, о которых речь ниже, не говоря уже о работах Мурбека (Murbeck, 1892) и Веттштейна (Wettstein, 1896) по систематике другого подрода горечавок — *Gentianella* Kusnez. В четвертой главе общей части монографии Н. И. Кузнецова (1894, стр. 437—438) специально трактуется о том, какие признаки в подроде *Eugentiana* являются «видовыми», а в начале пятой главы автор рассказывает, как он строил «схему сродства» различных таксономических единиц в пределах подрода, «оставаясь исключительно на почве изучения вариаций морфологических признаков», причем одни виды «соединялись в виды полиморфные, другие — подвергались дроблению на самостоятельные виды или разновидности, третьи, наконец, оставлялись без изменения». Все эти «систематические и морфологические изыскания» велись «совершенно независимо от географических», а последние «в основе [имели] прежде всего изучение морфологическое» (там же, стр. 439—440). Вместе с тем Кузнецов был сравнительно скромным в отношении числа принимавшихся им таксономических категорий, подчиненных виду; возможно, что на него оказывала сдерживающее влияние вышедшая двумя годами раньше работа С. И. Коржинского, о которой речь также будет идти несколько ниже.

Наиболее крупным предприятием в области флористики и таксономии, возникшим в начале текущего века, было, как известно, собрание монографий различных семейств, выходившее под общей редакцией Энглера

и озаглавленное «Das Pflanzenreich». Монографии эти значительно разнились между собой по степени расчлененности видов, осуществлявшейся отдельными их авторами; как правило, политипическая концепция вида проводилась, однако, во всем издании. Впрочем, наибольших крайностей она достигала, пожалуй, не здесь, но в таком сочинении, как известный «Synopsis» Ашерсона и Гребнера (Ascherson u. Graebner, 1896—1935), а также в некоторых французских и итальянских флорах. Однако и в «Das Pflanzenreich» (притом даже в обработках самого Энглера) не трудно отыскать примеры, не уступающие тем, которые в таком большом количестве содержатся в «Synopsis». В подтверждение достаточно привести здесь обозначение одной из форм рода Камнеломка, обработанного Энглером и Ирмшером: «*Saxifraga aizoon* subsp. *euaizoon* var. *typica* subvar. *brevifolia* f. *multicaulis* subf. *surculosa* Engl. et Irmsch.». Такой классификационный прием получил у американца Ридберга (Rydberg, 1924) название «german fashion of classifying»,[1] а у советских флористов — «ашерсоновщина». Для «ашерсоновщины» характерна «пульверизация» — не вида, но понятия о виде (Rothmaler, 1952, S. 13). Бинарная номенклатура, это «высшее достижение Линнея», как ее назвал Комаров, здесь окончательно утрачена, и, по выражению Гандель-Мацетти (Handel-Mazzetti, 1907, S. IX), «отец Линней перевернулся бы в гробу, если бы смог увидеть, что сейчас называют бинарной номенклатурой». Конкретный вид Линнея стал рассматриваться в одних случаях как вид, в других как подвид, в третьих как proles, в четвертых как разновидность или подразновидность и т. д.

В то же время формы чисто индивидуальные, а также ненаследственные модификации и другие подобные формы, представляющие, по выражению Б. М. Козо-Полянского (1915, стр. 210), «нулевой» систематический интерес, также регистрировались в качестве разновидностей, подразновидностей, форм, подформ, lusus'ов и т. д. Конкретные виды, эти основные единицы, на которых «основано всякое подлинное человеческое знание» (Linnaeus, 1751, p. 201), утратили поэтому свое первоначальное значение, и впоследствии пришлось, как писал Комаров (1902а), искать среди подразделений вида такое, которое могло бы стать на место последнего. На практике это не всегда было легким делом, ибо, несмотря на кажущуюся точность обозначений, подобных приведенному выше, они нередко говорят весьма мало и действительное таксономическое значение ашерсоновских «полиномиалов» и их составных частей стало совсем неясным.

Другая особенность как «ашерсоновского» классификационного приема, так и всякого другого, стоящего на точке зрения политипической концепции вида, заключается в том, что вид приобретает характер некоторой системы, внешне как будто отражающей последнее разветвление филогенетического дерева, но передающей в лучшем случае лишь чисто субъективное представление автора о взаимоотношениях рассматриваемых единиц. Разумеется, как набор форм, попадающих в число объединяемых под шапкой данного «conspecies», так и порядок их расположения и соподчинения могут сильно варьировать в зависимости от точки зрения того или другого автора. Сторонники подобной систематики низших категорий не раз выступали с ее пропагандой. В другом месте (Юзепчук, 1939) нам уже приходилось цитировать и критиковать работу Телунга (Thellung, 1918), писавшего о преимуществах такого, например, названия, как *Amarantus hybridus* subsp. *cruentus* var. *paniculatus* L., перед

[1] «Германский стиль классификации».

бинарным названием *A. paniculatus* L. По словам Телунга, первое название означает, что наше садовое растение, именуемое таким образом, будучи явно возникшим в культуре, таксономически представляет собой разновидность одного из подвидов, на которые когда-то распалась некоторая исходная дикорастущая форма щирицы. Линнеевское название ничего подобного выразить не призвано и передает лишь объективно наблюдаемый факт. Неудобство пропагандируемого Телунгом приема обозначения систематических единиц видно уже из самой статьи Телунга, признающего в конце ее, что номенклатура форм ячменя будет совершенно различной в зависимости от того, рассматривать ли *Hordeum ischnatherum* Koern. в качестве самостоятельного вида и родоначальника многорядных ячменей или же лишь в качестве осциллирующей промежуточной формы между *H. spontaneum* C. Koch и многорядными ячменями; при этом самому Телунгу не было ясно, какая из этих точек зрения правильна. Более того, Телунг был вынужден признать также, что выразить родственные отношения ячменей (да и любых других форм, прибавим мы) путем их расположения в систему в линейном ряду по существу невозможно (Шишкин и Юзепчук, 1937, стр. 12). Безусловно, подобные «системы» лишь в редких случаях отражают действительные родственные связи форм — связи, которые обычно уже по сути дела остаются лишь «искомым иксом». Вообще говоря, как сложность, так и произвольность и нестабильность номенклатуры низших таксономических единиц в работах сторонников «ашерсоновщины» чрезмерны и отпугивают от нее подавляющее большинство современных авторов.

Типичная «ашерсоновщина» в нашей стране, впрочем, не имела большого успеха, хотя и производила в свое время на некоторых ботаников сильное впечатление своей кажущейся «научностью», — на самом деле, разумеется, ложной. Такие авторы отдельных обработок в основанной Кузнецовым «Flora caucasica critica», как Р. Э. Регель и Г. Эттинген, придерживались ашерсоновского метода классификации низших единиц; Регель несомненно передал его работникам «Бюро по прикладной ботанике», и он (метод) до сих пор определяет характер работ советских авторов, занимающихся систематикой культурных растений, на воззрения которых, однако, наложилось еще и развитое впоследствии Н. И. Вавиловым учение о «линнеевском» виде как о системе, в значительной степени связанное с представлениями некоторых генетиков. Проникла «ашерсоновщина» и в четвертый (дополнительный) том известной «Флоры» Д. П. Сырейщикова.

VI

Первым автором, определенно и принципиально выступившим против концепции политипического вида и за возврат к линнеевской бинарной номенклатуре, был выдающийся австрийский ботаник Кернер (автор известной книги «Жизнь растений»). Произошло это, как следует отметить, весьма рано — спустя лишь несколько лет по выходе в свет книги Дарвина о происхождении видов. Кернер был эволюционистом, а в лучших своих работах даже последовательным дарвинистом, почему его концепция вида в принципе, естественно, была отлична от линнеевской — как бы «линнеевской на новом этапе». В своей замечательной статье о «хороших и плохих видах» он высказался за признание автономности даже наиболее молодых и связанных «переходами» видов, при этом лишь относительно константных в культуре. Впервые высказал он здесь и идею

о рядах близких (замещающих) видов, которые называл «группами или ротами (Rotten)»; виды, входящие в состав последних, по его представлениям, бывают связаны друг с другом то в форме пучка лучей, то в форме действительного ряда («bald radiatim, bald seriatim»). В такой трактовке низших категорий он предвидел реформу систематических работ («Reformation unserer systematischen Werke») и, в частности, флор (Kerner, 1865, S. 377).

В другой, еще более важной для нас работе, касающейся систематики секции *Tubocytisus* рода *Cytisus*, Кернер (Kerner, 1869) с особенной категоричностью выступил против политипических видов. Как и Линней, он признавал существование лишь двух категорий: «Abarten» (вариаций, индивидуальных изменений) и видов. Для него, как и для Дарвина, первые еще не являлись систематическими единицами, — почему он и не обозначал их какими-либо особыми именами, — но лишь материалом для возникновения видов; в благоприятных условиях они, по представлениям Кернера, сохраняются, размножаются и создают себе ареал, давая, таким образом, начало новому виду. Соединение близких видов в один сборный он считал неправильным. Неправильно й подчинение одного вида другому в качестве подвида или разновидности. Ни наличие переходных форм, которые часто являются лишь заходящими формами, существование которых у близких видов неизбежно и от которых, кроме того, неотличимы и гибриды, ни степень отличия (что субъективно) этого не оправдывают. Такие сборные или сложные виды — искусственны и условны, относительно них всегда будут вестись споры, где проводить их границу: еще дальше или, наоборот, сужать ее (Kerner, 1869, S. 47).

Кернер признавал, что виды в принимаемом им объеме неравноценны друг другу: они то крупнее, то мельче; он ставил вопрос, нельзя ли установить различные категории видов по их возрасту. По Кернеру, постановка такого вопроса совершенно закономерна и проведение таких различий было бы крайне важным; на деле, однако, оно с точностью невыполнимо. Поэтому Кернер не рекомендовал проводить различия, например, между хорошо развитыми видами и начинающимися или между плохими и хорошими, старыми и молодыми и т. п. (там же, стр. 47 и 48; изложено по Юзепчуку, 1939, стр. 20—21). Цитированная работа Кернера важна еще и как одна из первых, разрабатывавших географический метод в систематике (притом в варианте, уже напоминающем комаровский «метод рядов»).

Пользовался Кернер и картами распространения видов для установления их филогенетических взаимоотношений. Добытые в этом направлении результаты он выражал графически, в виде филогенетического древа, причем объединял близкие виды в особые «группы», которым, однако, не давал специальных наименований; группы эти были, как и в работе 1865 г., как бы прообразом того, что Комаров впоследствии назвал рядами. Работа Кернера о ракитниках (во второй своей половине) явилась, таким образом, опытом практического осуществления идей, высказанных в работе о хороших и плохих видах. Идейная близость Кернера к значительно позднее выступившему Комарову, вообще говоря, разительна, и сильное его влияние на развитие взглядов последнего в вопросе о виде несомненно, хотя это и не осознано в достаточной мере советскими флористами.

Кернер широко известен также по издававшемуся им замечательному эксикатному труду «Flora austro-hungarica», в котором издано (с бинарными названиями) множество «молодых» или «критических» видов, что

сильно способствовало уяснению кернеровского понимания видовой категории.

Виды издавались им, как это и принято в подобных трудах, в их наиболее типичном выражении, притом со стремлением представить их по возможности сходными друг с другом экземплярами, что приводило к браковке части собранного материала. Кернер сам признавался в пользовании таким приемом — приемом, породившим скептическое отношение некоторых авторов к его видам; один из них писал даже, что виды Кернера создавались «во всяком случае в результате искусственного отбора». В известной степени такое замечание вызвано лишь непониманием смысла и принципов издания «exsiccata» как чисто вспомогательного средства при работах флориста. Торжеству идей Кернера подобные замечания, безусловно, не могли содействовать, и попытка Кернера реформировать общепринятые в его время концепции если и имела успех, то чисто местный и временный. Может быть, главной причиной этого было то, что выступление Кернера идейно опередило эпоху, к которой относилось хронологически. Но вместе с тем нельзя отрицать, что некоторое количество видов Кернера, бывшего подчас недостаточно последовательным в применении эколого-географического критерия при их установлении, по-видимому, не может быть принято в качестве реально существующих.

VII

В 1892 г. вышел в свет замечательный труд С. И. Коржинского — первый том «Флоры Востока Европейской России. . .» с предисловием большого теоретического значения. В нем Коржинский сделал крупный шаг вперед в области учения о виде, впервые с полной ясностью проведя различие между отдельностями, реально существующими в природе, названными им расами (proles), и таксономическими единицами, представляющими нечто условное, объем и значение которых определяются субъективными масштабами — видами, подвидами, разновидностями и т. д. Расы Коржинский определял как «формы, которые, при обладании известными морфологическими отличиями, представляют особый ареал распространения. . . Эти расы суть истинные систематические и географические единицы. Они подлежат исследованию и изучению как нечто действительно существующее» (цит. соч., стр. 23).

Коржинский говорил о сумме внешних признаков, или морфоме вида или расы, и о ее бионте, характеризующемся половыми и «социальными» отношениями к другим формам, продолжительностью периодов развития, известными реакциями на те или другие климатические или почвенные условия, причем особое значение придавал подробному изучению географического распространения данной расы как важнейшего момента при суждении о ее достоинствах. Дело в том, что, по Коржинскому, расы могут быть весьма разнообразными по степени внешней и внутренней индивидуализации, представляя собой различные «стадии развития вида от его первых зачатков до полного формирования» (там же). Таксономические единицы, по Коржинскому, как раз и призваны обозначать эти различные стадии, являясь «единицами разного достоинства», причем Коржинский считает достаточным ограничиться только двумя такими единицами, называя видами (species) расы, «вполне сформированные», и подвидами (subspecies) расы, «не столь сформированные». В качестве основного критерия, служащего для установления различий между видами и подвидами, Коржинский выдвигает для первых отсутствие или спорадичность про-

межуточных форм (гибридов) на площади общего обитания, а для вторых наличие многочисленных средних форм в «центре происхождения» или в области общего распространения. Если ареалы рас в настоящее время не соприкасаются между собой, то Коржинский, не прибегая к эксперименту, возводил их в степень видов или подвидов «только гадательно, основываясь на сумме и относительной важности диагносцирующих признаков» (там же). Категорию «разновидность» Коржинский не принял ввиду неопределенности этого термина у различных авторов, употреблявших последний для обозначения всех категорий, подчиненных виду, из которых, кроме подвида, Коржинский говорит еще о «вариациях» (variatio) — неареальных изменениях, не зависящих от внешней среды, и о «модификациях» (modificatio), связанных с непосредственным воздействием внешней среды (там же, стр. 24). И тем и другим Коржинский не дает никаких специальных обозначений, не считая их систематическими единицами, совершенно так же как Кернер не считал таковыми своих «Abarten».

Таким образом, вид у Коржинского то соответствовал одной лишь расе — именно в тех случаях, когда она была изолирована физиологически или представлялась ему достаточно резко отличной морфологически, то представлял сумму двух или нескольких рас. Безусловно, сокращение числа низших таксономических категорий практически лишь до двух, вида и подвида, сколь бы нас ни удовлетворяли применявшиеся при этом критерии, еще не могло содействовать полной ликвидации споров о том, какой ранг следует придать той или иной расе.

Необходимо также отметить, что «расы» Коржинского далеко не всегда соответствовали тому, что мы сейчас понимаем под этим названием, и нередко были слишком крупными для категории «подвида». Так, он принимал *Ranunculus cassubicus* L. лишь за подвид *R. auricomus* L.; *R. flaccidus* Pers. и *R. circinnatus* Sibth. — за подвиды *R. aquatilis* L.; *Adonis volgensis* Stev. — за подвид *A. vernalis* L.; *Nymphaea candida* Presl и *N. tetragona* Georgi — за подвиды *N. alba* L. и т. п. С такой трактовкой этих видов (или по крайней мере некоторых из них) не соглашался даже ученик Коржинского Н. А. Буш, долгое время разделявший с ним концепцию политипического вида.

VIII

Будучи учеником Кернера, Веттштейн внешне пошел за своим учителем в смысле последовательного и принципиального применения бинарной номенклатуры для низших единиц независимо от их таксономического значения. Веттштейн исходил из убеждения, что подчинение одних единиц другим возможно лишь в том случае, если оно отражает их филогенетические связи. Он писал, что одно лишь морфологическое сравнение не разъясняет действительных филогенетических отношений изучаемых форм и что для систематика прежде всего важно беспристрастное констатирование фактов, в частности выделение мало отличающихся друг от друга форм, могущих быть, однако, принятыми за виды. Такой метод он считал честным, так как целью его является объективная передача делаемых наблюдений. Веттштейн (Wettstein, 1898) писал также, что этот метод лишь по недоразумению принимается за шаг назад по сравнению с теми «филогенетическими» схемами, которые фигурировали в работах предшествовавших авторов, так как на самом деле принятая ими форма изложения материала на деле давала очень мало. Положительным моментом в работах Веттштейна была также дальнейшая разработка географо-морфологического метода. Веттштейн создал особый вариант его, осно-

вывающийся на изучении викарных и сезонных рас и позволяющий определять примерный возраст видов (третичный, четвертичный или современный). Иначе говоря, он попытался подойти к разрешению того вопроса, который Кернер только поставил.

В то же время Веттштейн сделал как бы уступку господствовавшему в его время в систематике видов направлению, не отказавшись абсолютно, подобно Кернеру, от пользования шкалой таксономических подразделений вида и различая такие подчиненные друг другу категории, как вид, подвид первого порядка, подвид второго порядка.

Обозначая формы, относившиеся им к каждой из этих категорий, одинаковым образом с помощью бинарных наименований, Веттштейн в результате вместо «лестниц», составленных подчиненными друг другу единицами, приходил к «коробчатой» системе как бы вложенных одни в другие единиц; такой прием получил в немецкой литературе название «Einschachtelung». Так, например, его «вид» *Gentiana polymorpha* Wettst. заключает в себе семь «подвидов первого порядка», один из которых, *G. Sturmiana* Kern. s. l., охватывает два «подвида второго порядка» — *G. Sturmiana* s. str. и *G. norica* Kern. и т. д. (Wettstein, 1898, S. 55). Необходимо сказать, что такой номенклатурный прием, в свое время пользовавшийся значительным успехом и некоторое время удерживавшийся в особенности в работах австро-венгерских и французских авторов, позднее был осужден международными конгрессами по ботанической номенклатуре и в настоящее время совершенно оставлен. Справедливость требует отметить, что Веттштейн уже и сам на практике сильно отходил от применения этого приема, в частности в монографии рода *Euphrasia* L. (Wettstein, 1896).

Очень существен вклад Веттштейна в изучение всего явления викаризма, которое легло в основу его географо-морфологического метода и которому придается в последнее время такое большое значение в систематике, флористике и в учении о виде. Как известно, Веттштейн был неоламаркистом; возникновение географических видов он объяснял прямым воздействием внешних условий и в первую очередь климатических, почему различные виды принимал за характерные для различных флористических областей или районов. Другими словами, они были для него явлением региональным. Например, из ряда замещающих видов из состава рода *Euphrasia* L. он считал *E. pectinata* Ten. за средиземноморский вид, *E. tatarica* Fisch. за понтический, *E. stricta* Host (*E. ericetorum* Jord.) за балтийский, *E. pumila* A. Kern. за альпийский, а *E. borealis* (Towns.) Wettst. за вид, сложившийся в своеобразных условиях северной Англии (Wettstein, 1898, S. 57).

IX

Мы сочли нужным остановиться в трех предыдущих разделах на взглядах таких ученых, как Кернер, Коржинский и Веттштейн, ввиду того что все они нередко упоминаются в качестве предшественников В. Л. Комарова, к изложению взглядов которого мы теперь переходим. Действительно, сильное влияние этих авторов на развитие учения Комарова представляется совершенно несомненным; Комаров сам неоднократно их цитирует в своих сочинениях и впервые уже в знаменитом введении к «Флоре Маньчжурии».

Нужно сказать, что Комаров уделил в своих трудах вопросу о виде чрезвычайно много внимания и места — больше, чем кто-либо другой

из русских и советских флористов. Эрудиция его в этом вопросе была поистине громадной, и последний был им полностью и основательно продуман. Оценивая все сделанное и написанное Комаровым по проблеме вида ретроспективно, следует, однако, признать, что наиболее важное и существенное было выполнено им в очень короткий период времени — с самого конца прошлого по начало нынешнего века, во время его маньчжурских путешествий и обработки маньчжурских коллекций. Наиболее полным и ярким из опубликованного им в этот период явилось как раз изложение его взглядов в упомянутом введении, с оговоркой, что крайне важным дополнением к этому изложению явилось обоснованное им во «Введении к флорам Китая и Монголии» учение о видовых рядах. Сразу же отметим, что именно эти сочинения и оказали наибольшее влияние на дальнейший ход развития нашей флористики и господствующих в ней представлений по вопросу о виде.

В год опубликования первого тома «Флоры Маньчжурии» Комаров несколько раз выступал с докладами, представлявшими собой по большей части разбор отдельных примеров, иллюстрирующих некоторые положения, затронутые во введении к этому труду. Параллельно все эти доклады публиковались в виде небольших статей. В одной из них — «*Typha orientalis* Presl и *Caldesia parnassifolia* Parl. в их географическом распространении» (Комаров, 1901в) — дан пример двух ареальных форм, из которых одна есть «настоящая раса», отличающаяся от «линнеевских видов» только количественно, другая же обязана своим возникновением иммиграции отдельных неделимых в страну с неподходящими для них условиями существования, где они образовали уклоняющиеся формы модификационного значения.

Вторая статья (Комаров, 1902в), касающаяся форм изменяемости стрелолиста и диких рас обыкновенной малины, разбирает значение термина «разновидность», утратившего свою первоначальную определенность и приобретшего в разных случаях совершенно различный смысл. В качестве примеров здесь приводятся, с одной стороны, ненаследственные формы стрелолиста, приуроченные к определенным условиям вегетации и особенно к различной глубине воды, в которой они растут, а с другой, некоторые формы малины, одни из которых также представляют собой настоящие расы, имеют определенный ареал и в сущности совершенно равнозначны *Rubus idaeus* L. s. str., другие же представляют «преходящий эффект особых условий существования» и в связи с этим показывают слабо выраженную наследственность и отсутствие определенного ареала. Должно оговориться, что статья эта сейчас устарела, в особенности в первой своей части (где Комаров не сумел с точностью разобраться в видах стрелолиста — ср. Городков, 1913; во второй части Комаров по отношению к расам малины употреблял неправильную и в настоящее время неприемлемую номенклатуру).

Третья статья, относящаяся к тому же времени (Комаров, 1902а), является как бы кратким резюме того, что говорится о виде во введении к «Флоре Маньчжурии». Наконец, в тот же период была опубликована еще статья о хвойных породах Маньчжурии (Комаров, 1901б), очень важная для понимания первоначальных взглядов Комарова, касающихся вопросов видообразования и формирования ареалов растений, а также его отношения к географо-морфологическому методу Веттштейна.

К более позднему времени относится известная статья о видообразовании в «Итогах науки», представляющая собой исторический очерк развития воззрений, относящихся к этому предмету (Комаров, 1912).

Очень часто цитируется одна из глав «Флоры полуострова Камчатки», содержащая знаменитый «камчатский афоризм», к которому мы еще вернемся; менее интересно предисловие к первому тому «Флоры СССР», о котором также будет сказано в дальнейшем. Наконец исключительную ценность представляет «лебединая песня» Комарова — его «Учение о виде у растений» (Комаров, 1940), положившее начало в сущности особой дисциплине, уже получившей название «фитоэйдология»[1] (Купревич, 1949). Из богатого содержания этой интересной книги, написанной Комаровым почти в 70-летнем возрасте, впрочем несколько разбросанно и содержащей ряд противоречий и даже неверных положений, нужно особенно отметить введение к ней и главы: четвертую (в конце которой говорится о «работе систематиков по существу»), восьмую (вид и среда), девятую (внутривидовые подразделения), десятую (вид и гибриды), двенадцатую (вид во времени), тринадцатую (вид в пространстве), шестнадцатую (вид и род) и восемнадцатую (диалектика вида). В книге содержится много важных дополнений к тому, что дано в более ранних работах Комарова.

Систематизированный пересказ взглядов Комарова, относящихся к проблеме вида, дан во многих работах советских авторов (Шишкин и Овчинников, 1944; Баранов, 1944; Бобров, 1944; Кузьмин, 1946; Шишкин, 1947; Липшиц, 1952; Завадский, 1952).

Ввиду существования такой большой литературы, касающейся комаровской концепции вида, мы считаем себя освобожденными от необходимости излагать ее сейчас чересчур подробно — это было бы излишним повторением всем уже хорошо известного, но на некоторых основных моментах нужно все же остановиться. Мы коснемся прежде всего введения к «Флоре Маньчжурии».

Подобно тому, как это делал и Коржинский в предисловии к своей «Флоре Востока . . .», Комаров начинает часть этого введения, относящуюся к вопросу о виде, с констатирования постоянных разногласий, существующих между отдельными авторами по поводу того, считать ли какое-либо растение видом, или разновидностью, или даже формой другого вида (Комаров, 1901а, стр. 72). Пытаясь точно определить понятия, обозначаемые терминами «вид», «раса» (subspecies), «разновидность» и «форма», он приводит линнеевское определение вида (там же, стр. 73) и вкратце сообщает об изменениях, внесенных в понятие «вид» учением Дарвина (там же, стр. 74). Эти изменения вынуждают его провести параллель между видом и расой. Вид в общепринятом (в то время) смысле есть понятие типового порядка: под одним и тем же видовым названием мы можем объединять несколько близких морфологических форм, растущих каждая в иной стране, различающихся между собой и изолированных друг от друга территориально, благодаря чему перекрестное опыление между ними невозможно. С генетической (в смысле происхождения) точки зрения такое объяснение возможно лишь при допущении, что когда-то (например, в третичную эпоху) они составляли одно общее племя. Таким образом, понятие «вид» не означает группы организмов, связанных реально как единое племя, но есть идеальное представление об общем типе, логически такого же порядка, как понятие «род»: непременное условие для признания какого-либо растения за самостоятельный вид — это наличие известного числа наследственно-постоянных призна-

[1] Этот термин впервые был предложен М. В. Клоковым.

ков, перечисляемых в его диагнозе, и понятие это, таким образом, — чисто морфологическое (там же, стр. 75—76).

Понятие «раса», по Комарову, «более реального значения». Расы отличаются друг от друга сравнительно нерезкими признаками, также, нужно сказать, константными. Однако мы придаем этому понятию главным образом физиологическое значение, «мало заботясь о величине тех морфологических черт, которые подлежат передаче». Между неделимыми, составляющими расу, существует «полная фактическая возможность перекрестного опыления при наличии племенной генетической между ними связи» (там же, стр. 76). Наоборот, приуроченность каждой расы к определенному комплексу физико-географических условий уничтожает возможность гибридизации отдельных рас друг с другом, что и гарантирует племенную обособленность каждой из них. Поэтому в одной местности может расти много видов одного рода, но редко встречаются рядом две расы одного вида (там же, стр. 77).

«Таким образом раса отличается от вида меньшей степенью морфологической обособленности, большей однородностью входящих в нее индивидуумов и замкнутостью площади ее распространения» (там же, стр. 77—78). Комаров подчеркивает, что из всех «подразделений вида» раса имеет наибольшее значение. Определяет он ее как однородную группу индивидуумов, связанных общей племенной жизнью, общностью физиологических процессов и морфологических особенностей, единым генетическим процессом и большой наследственной стойкостью (там же, стр. 79). В то же время он отмечает, что расы являются представителями определенных физико-географических районов (т. е. явлением региональным).

Что касается других из «низших категорий», то в представлении Комарова на отдельные элементы расы среда воздействует неодинаковым образом, создавая местные формы, так называемые разновидности и формы. Первые из них (разновидности) не стойки и в лучшем случае выказывают лишь слабую тенденцию передавать свои свойства по наследству, причем перекрестное опыление постоянно возвращает потомство их к первоначальному типу (там же, стр. 78—79). Формами же Комаров называл модификации. Как те, так и другие не имеют большого значения, являясь образованиями временного характера. Поэтому, как и у Линнея, разновидности (и формы) имели у Комарова принципиально иное значение, нежели «расы», с которыми мы уже встречались, говоря о Линнее и называя их тогда репрезентативными видами. Вместе с тем «разновидности» и «формы» Комарова невозможно отождествлять с «разновидностями» Дарвина, для которого разновидность есть начинающийся вид, т. е. по существу уже является молодой расой. К. М. Завадский (1954, стр. 19) совершенно правильно подметил, что эволюция, по представлениям Комарова, идет «без промежуточных разновидностей» — от расы к расе. Поэтому Комаров хотя на практике и пользовался иногда терминами «разновидность» и «форма», рано пришел к ненужности этих категорий, как бы вернувшись к Линнею с его «Excludi possent . . .», подобно тому как он вернулся к бинарной номенклатуре для единиц расового значения.

Для полноты картины обратимся еще раз к тому, что говорит Комаров по этому поводу в своей статье о *Sagittaria sagittifolia* L. и о расах малины. Он указывает здесь «на весьма малое значение того труда, который приходится тратить на приискание для каждой разновидности *Sagittaria*

sagittifolia L. определенного названия,[1] дав которое, мы как бы и самому растению, им обозначенному, придаем такие положительные свойства в смысле определенности и постоянства его морфологического строения, какие на самом деле ему чужды» (Комаров, 1902в).

Иначе ведет себя циркумполярный вид *Rubus idaeus* L., для которого также отмечается ряд разновидностей. Одни из них отличаются совершенно определенными и вполне постоянными признаками, соответствуют специфическим условиям существования и имеют каждая свою обособленную территорию. Другие разновидности (var. *maritimus* Focke, var. *viridis* A. Br. и др.) «не имеют определенной территории, отличаются слабой наследственностью и, сверх того, имеют свои параллельные формы . . . Ясно, что в первой группе мы имеем в сущности не разновидности, а настоящие расы, т. е. племенные единицы . . . Во второй же группе мы имеем преходящий эффект особых условий существования (например, теневая и открытая форма) или же эмбриональное отклонение (var. *obtusifolius* Willd.), сводящееся к недоразвитию обычной формы. . . Здесь термин „разновидность" вносит большую путаницу, т. к. им обозначены и вполне самостоятельные систематические единицы, как *R. strigosus* Michx., в сущности совершенно равноценный *R. idaeus* s. str., и теневая или открытая формы каждого из них. В первом случае он лишний, т. к. вполне достаточно для точного обозначения исследуемого организма применить к нему бинарную номенклатуру с указанием на близость одного вида к другому, а во втором случае лишний, т. к. обозначать такие отклонения, как теневая и открытая формы, собственным именем, вместо того, чтобы войти в рассмотрение этих особенностей в связи с причинами их возникновения, значит не решать вопрос по существу, а отделываться от него словами» (Комаров, 1902в).

Эта комаровская идея, выраженная в эпоху расцвета «ашерсоновщины», вскоре прочно вошла в сознание лучших русских и советских флористов.[2]

Из других работ Комарова, относящихся к тому же 1901 г., коснемся еще вскользь уже упоминавшейся статьи «Вид и его подразделения». Она как бы рекапитулирует основные положения, выставленные в введении к «Флоре Маньчжурии». Комаров говорит здесь о первой формулировке понятия «вид» у Линнея, тесно связанной с представлением о неизменности органических форм, и о том, что вид был понятием чисто морфологическим. Победа идей трансформизма привела к такой крайности,

[1] Например, формы *submersa* Turcz., *emersa* Turcz., *natans* Korsh., *fluitans* Korsh. — *С. Ю.*

[2] Не можем удержаться от приведения здесь некоторых фраз из предисловия к «Херсонской флоре» Пачоского. «Разновидности» представляют собой, по Пачоскому, «всякую таксономическую „смесь", чаще всего не имеющую никакого систематического (генетического) значения». Обычно «эти пресловутые „разновидности" служат, собственно, указателями амплитуды колебания признаков у данного вида. . . Ими же указывается на известные типы изменчивости вообще, не делая различия . . . между теми из них, которые никакого систематического значения не имеют (модификация) . . . и теми, которые это значение имеют (элементарные расы или их комплексы). Изредка в этой смеси. . . могут попадаться и гибридные формы». Известно, что во «Флоре СССР» в самом тексте описаний сделана попытка использовать названия разновидностей в качестве именно «указателей амплитуды колебания признаков видов». Далее говорится о том, что под одним и тем же названием разновидности приводятся часто формы, на самом деле не идентичные, так как описание в две-три строчки (например, у Ашерсона и Гребнера) почти ничего не даст (отличие может быть в тех признаках, о которых описание умалчивает). Говорит Пачоский и о разновидностях как об искусственных и грубых морфологических категориях, которыми испещрены флоры, но которые лишены систематического значения (Пачоский, 1914, стр. XL—XLI).

как признание реального существования только за неделимыми, результатом чего явилась крайняя субъективность в применении термина «вид», необходимость же обращать внимание на реально существующие формы вызвала утрату бинарной номенклатуры, причем подразделения вида, будучи основаны на тех же формальных морфологических данных, не могут помочь делу. В связи с этим Комаров и делает уже упоминавшуюся попытку предложить понятие «раса» в качестве такого, «которое могло бы стать на место вида, как единица систематического исследования». Термин «раса», по Комарову, употребляется во всех тех случаях, когда генезис и физиологические свойства организма приняты во внимание преимущественно перед его морфологией. Обращение главного внимания на расы, а не на виды, избавит, по мнению Комарова, систематику от научного формализма и направит ее в общее русло научной жизни (Комаров, 1902а).

X

Из уже изложенного сразу становится ясной близость основных идей В. Л. Комарова к тому, о чем раньше него писали Кернер и Коржинский. Подобно Кернеру, Комаров выступает против политипического вида; он предлагает заменить его понятием «раса», вернувшись при этом к линнеевской бинарной номенклатуре, а подчиненные ей категории считает возможным ликвидировать (хотя на практике далеко не везде и не полностью это осуществляет). В то же время его «расы» несомненно соответствуют (по крайней мере теоретически) «расам» (proles) Коржинского. Черты сходства его концепции с концепцией Коржинского привлекали внимание многих авторов, и высказывалось даже мнение, что учение о расе как основном объекте изучения систематики было создано не Комаровым, но Коржинским. Однако, не говоря уже о том, что Коржинский подходил к понятию «раса» с чрезмерно грубой меркой, он, хотя и придавал большое значение изучению рас, по существу остался на позициях абстрактного политипического вида, от которого сумел отказаться Комаров.

Но особенно важно то, что понятие «раса» было значительно развито Комаровым и прежде всего введением представления о ее «племенной жизни». В. Л. Комаров (1927, стр. 39) сам усиленно подчеркивает эту особенность его рас (т. е. конкретных видов) в первом томе «Флоры полуострова Камчатки», говоря: «Я признаю существование у растений племенной жизни и активной единицей таковой жизни считаю племя, ограниченное замкнутой географической территорией. Элементарный вид я и приравниваю к племени». Говорит Комаров и о «единстве племенной жизни», подходя таким образом к учению о «целостности» вида (расы), неоднородного в своем составе и включающего в себя множество форм индивидуального значения (биотипов, модификаций), но самого выступающего как «единица». Эта сторона учения Комарова о виде прекрасно разобрана К. М. Завадским (1952, стр. 13—17). Между прочим Завадский отмечал, что, «будучи систематиком, Комаров, естественно, не мог сам исследовать сложную внутривидовую дифференциацию форм, являющуюся изнанкой целостности вида, и ограничился лишь постановкой вопроса о целостности вида. Для Комарова как систематика вид являлся неразложимой далее единицей живой природы» (там же, стр. 13).

Как известно, для изучения этой «изнанки целостности вида» создалась особая дисциплина, покуда неудачно называемая экспериментальной систематикой или новой систематикой («гамма-систематика» аме-

риканских авторов). Она тесно связана с генетикой и с учением об изменчивости (формообразовании) и в качестве части систематики, несмотря на значительную близость к ней, не может рассматриваться, отличаясь от нее как по своим задачам, так и по методике. Современная систематика имеет своей конечной целью выяснение филогении систематических единиц, низшей из которых является конкретный вид; другими словами, ее интересует прошлое каждого вида. «Новая систематика», по выражению Комарова, есть «заглядывание в будущее».

Систематика, понятая как филогения, никогда не была и не может быть экспериментальной дисциплиной, ибо, как писал Комаров, при разрешении исторических вопросов экспериментальный метод исследования просто некуда прилагать («. . . написать историю какой-либо сосны или березы на основании опытов так же невозможно, как невозможно изучить экспериментальным путем историю Петра Великого, историю шотландского народа и т. п.»; Комаров, 1902б, стр. 185). Наоборот, «новую систематику» мы не представляем себе без эксперимента. Сказанное, безусловно, нисколько не противоречит той, давно осознанной многими исследователями, истине, что от тесного сотрудничества обеих дисциплин выигрывает как та, так и другая.

Прочие стороны учения Комарова о виде разработаны в советской литературе значительно лучше, чем вопросы племенной жизни вида и его целостности. Отметим, что Комаров в течение всей своей научной деятельности твердо стоял на позициях реального существования видов (в его понимании). Положение о реальности вида было с особенной яркостью выражено им в «Учении о виде»; хотя соответствующая формулировка цитировалась неоднократно, невозможно не привести ее здесь еще раз: «Мы признаем, что вид существует не постольку лишь, поскольку нам удобно классифицировать особи по видам, но и реально, как особое явление природы» (Комаров, 1940, стр 9). «Чем разнообразнее формы, в которые облечена жизнь, тем больше особей может поместиться на данном клочке земли. Жизнь и осуществляется путем образования видов, без которых ее расцвет невозможен. Иначе, вид в природе есть способ осуществления жизни и, как таковой, неизбежная реальность» (там же, стр. 9—10).

Много писалось также и об ареале вида как о важнейшем его критерии. Без самостоятельного, замкнутого ареала, в котором, как правило, не встречается наиболее близкой к нему («замещающей») его формы, мы не представляем себе уже сколько-нибудь сложившегося и «победившего в борьбе за существование» вида-расы, так же как не мыслим себе его без каких-либо, хотя и незначительных, но наследственно стойких отличий от ближайших единиц. Эти отношения Комаров выразил в своем, уже упоминавшемся, «камчатском афоризме», который гласит: «Вид — это морфологическая система, помноженная на географическую определенность». Этот афоризм многократно цитировался различными авторами — сначала в качестве определения вида, позднее, после соответствующего разъяснения самого Комарова, в качестве «положения, имеющего технический смысл для работы систематиков» (Завадский, 1952, стр. 17). Вряд ли, однако, последняя фраза всеми понимается правильно. Во «Флоре полуострова Камчатки», где приведенный афоризм впервые опубликован, смысл его вполне разъяснен предшествующей фразой: «Я считаю видом каждый комплекс организмов, морфология которых позволяет судить об их географическом распространении», а также двумя приведенными примерами: *Primula farinosa* L. ведет себя одинаково на трех отрезках ее ареала — особи, взятые из каждого из них, морфологически

неотличимы и потому должны быть отнесены к одному виду. Наоборот, формы *Allocarya*, распространенные на Камчатке и на американском побережье Тихого океана, заметно отличаются друг от друга по облику, характеру соцветия, форме и скульптуре орешков, и о каждом экземпляре этого растения можно сказать, откуда он происходит — из Камчатки или из Америки, почему Комаров и признал обе формы за два различных вида, *A. asiatica* Kom.[1] и *A. plebeja* (Cham.) Greene.

Достаточно говорилось и о том, что в пределах своего ареала принимаемая за вид географическая раса встречается обычно в совершенно определенных условиях существования, занимая, как любил говорить Комаров, свое определенное место в экономии (или экономике) природы. Это выражение Комаров заимствовал у Дарвина, неоднократно употреблявшего выражения «economy of nature» или «natural economy». Знакомясь с соответствующими местами «Происхождения видов» Дарвина (Darwin, 1901), легко убедиться, что последний имел при этом в виду как географическое распространение, так и местообитание видов. Так, во второй главе он применяет это выражение по отношению к «репрезентативным видам» и к «локальным формам» или «подвидам», свойственным каждому из Малайских островов (цит. соч., стр 59); в начале четырнадцатой главы он говорит о том, что потомки каждого вида стремятся занять возможно большее число возможно разнообразных мест (places) в экономии природы (там же, стр. 567) и т. д.

К. М. Завадский (1952, стр. 16) вполне прав, говоря, что вместо «географической определенности» лучше говорить о «географо-экологической определенности». Этот автор употреблял, имея в виду местообитание вида, еще и такие выражения, как «экологическая ниша» или «ниша жизни», вводя их в свои формулировки. Он писал: «Вид является прежде всего племенной общностью организмов, способной воспроизводиться путем размножения внутри себя, устойчиво занимающей определенное географическое пространство, а в его пределах — определенную экологическую нишу» (Завадский, 1954, стр. 5). Эту фразу А. Л. Тахтаджян недавно привел в своей статье в качестве якобы предложенного Завадским определения вида, давая ему весьма высокую оценку как определению «несомненно биологическому и эволюционному». Впрочем он оговорился, что оно «подходит больше к географической расе (подвиду), чем к виду вообще» (Тахтаджян, 1955, стр. 794).

В приведенном определении оригинальным, по сравнению с определением Комарова, является только слово «ниша» (заимствованное, вероятно, у зоологов или у кого-нибудь из английских авторов из числа представителей «новой систематики»), все же остальное принадлежит Комарову: первая часть фразы по смыслу совпадает с первой частью определения «расы» во «Флоре Маньчжурии», вторая — представляет собой расшифровку выражения «географическая определенность» из «камчатского афоризма», совершенно подобную той, которую Комаров сам дал в «Учении о виде» (1940, стр. 61). Совершенно естественно, что, будучи составлено из формулировок самого же Комарова, «определение» Завадского может относиться только к виду в смысле Комарова, т. е. к «подвиду» Тахтаджяна и других авторов. Укажем, впрочем, что в этом определении нет упоминания ни о морфологических, ни о каких-либо других отличиях одного вида от других близких к нему видов, а тем более о наследственной стойкости этих отличий, почему оно может быть при-

[1] Согласно правилам номенклатуры, *A. asiatica* Kom. приходится ныне именовать *A. orientalis* (L.) Brand.

ложено как к любому обособленному географически «фрагменту» вида, так и к экологическим формам последнего и определением вида в сущности не является; сам Завадский его за таковое и не выдает — это как бы часть определения, на что довольно ясно указывают выделенные им слова «прежде всего».

На наш взгляд в исчерпывающем определении вида-расы в духе Комарова непременно должны быть учтены следующие моменты:

1) относительная наследственная стойкость морфологических, биохимических, физиологических и других особенностей;

2) наличие племенной жизни, выражающееся в общем происхождении и в фактической возможности перекрестного опыления и размножения «внутри себя»;

3) занимаемое в течение более или менее длительного времени определенное место в «экономии природы», т. е., другими словами, замкнутый и устойчивый ареал и определенные местообитания в его пределах;

4) целостность вида, благодаря которой последний даже при наличии в его пределах большого количества различных неареальных и мало устойчивых (в смысле кратковременности существования) изменений («чистых линий», биотипов, клонов, мутантов, комбинаций, модификаций и т. п.) выступает как биологическая и эволюционная единица.

Завадский дает несколько иной перечень подобных же моментов, и этот его перечень можно при желании рассматривать в качестве даваемого им развернутого определения вида; на первом месте и у него стоит «организация (морфологический и биохимический критерий)», о которой нет речи в цитированной выше фразе, выданной за определение вида Тахтаджяном.

Нетрудно видеть, что все подобные определения приложимы по преимуществу к видам высших (и в особенности покрытосеменных) растений, притом таких, которые размножаются половым путем и в норме являются перекрестноопылителями. Разумеется, обе эти биологические особенности свойственны подавляющему большинству покрытосеменных; тем не менее приведенные определения не приходится считать универсальными даже в отношении покрытосеменных растений. Может быть, в связи отчасти именно с этим обстоятельством Комаровым и была сделана попытка дать в «Учении о виде» новое, более общее определение вида, построенное на иных основаниях, нежели те определения, которые он давал ранее. Если прежние его определения являлись преимущественно биологическими, то новое стремится подойти к видовой единице исторически и имеет филогенетическую ориентацию. Бóльшая часть последней главы названной книги посвящена построению такого определения. В окончательной форме оно гласит: «Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции» (Комаров, 1940, стр. 212).

При изучении этого определения прежде всего привлекает внимание его нарочитая «дарвинистичность»: не говоря уже об упоминании о среде, борьбе за существование, отборе, трудно отделаться от впечатления, что, составляя его, автор должен был все время держать в памяти известное филогенетическое древо, приложенное к книге Дарвина о происхождении видов, и пояснительный текст к нему.

Тут и «совокупность» или, иначе, «ряды» поколений, изображавшиеся, как известно, Дарвином на его схеме пунктирной линией, и «общий предок»,

отмечавшийся у Дарвина большой литерой, от которой он отводил «веер» производных форм в виде линий, отдельные из которых на определенном расстоянии от исходной точки получали особое обозначение с помощью малой литеры с цифрой и квалифицировались как «резко определенные разновидности»; тут и «обособленность от остального мира живых существ», на схеме Дарвина изображавшаяся постепенным удалением линий друг от друга; что касается «определенных этапов» в процессе эволюции, то они отделялись на чертеже Дарвина друг от друга поперечными линиями.

Новое комаровское определение вида критиковалось как в западной литературе (см., например, Rothmaler, 1955, S. 90—91), так и у нас (см., например, Тахтаджян, 1955, стр. 792), причем отмечалось, что оно настолько широко, что применимо к любому таксону («Sippe» у Ротмалера). Действительно, любой таксон есть и «совокупность поколений», и «определенный этап»; это признавал и сам Комаров. В это определение (1940, стр. 207, 209) следовало бы или ввести упоминание по крайней мере о моменте возникновения вида, а еще лучше и об основных фазах его развития и конечном моменте существования, или же употребить одно из таких выражений, как «кратчайший отрезок» или «пересечение» линии развития вида. Ученики Комарова неоднократно прибегали к подобным выражениям в своих выступлениях и работах, и Комарову соответствующие их попытки определить вид были хорошо известны, но он не счел нужным их учесть.

С. А. Невский определял в одном своем, оставшемся неопубликованным, докладе на семинаре вид как «первично дизъюнктивную» систематическую единицу, разумея под первичной дизъюнкцией скачок при переходе количественных изменений в качественные, знаменующие возникновение вида (дизъюнкции, связанные с вымиранием отдельных форм, он считал вторичными и более характерными для единиц надвидового порядка).

По определению, данному В. А. Петровым (1930, стр. XI) в предисловии к его «Флоре Якутии», виды суть «реальные комплексы организмов, рассматриваемые как отрезок в современности определенного, исторически обусловленного пути развития, морфология которых (т. е. комплексов, — *С. Ю.*) позволяет судить об их географическом распространении». Последняя часть этого определения затрагивает практическую сторону дела в форме, совпадающей с «камчатским афоризмом», который Петрову был хорошо известен. В нашей статье 1939 г. (стр. 19) мы говорили о ныне существующих видах как о пересечении филогенетического древа, символизирующего растительный мир, плоскостью современности, причем давалось понять, что пересечение это захватывает различные виды в разных фазах их развития. Упоминание о поперечном сечении («Geschichtlicher Querschnitt zu bestimmten Zeitpunkten») вводил в свое определение вида, в остальном весьма похожее на определение Петрова, также и германский ботаник Шварц (Schwarz, 1937; цит. по Rothmaler, 1955, S. 90).

Без сомнения, все такие «эволюционные» или «филогенетически ориентированные» определения нисколько не противоречат определениям чисто биологическим — и те и другие рассматривают одно и то же явление с двух различных точек зрения. В уже упомянутом «развернутом» определении К. М. Завадского (1954) сделана попытка учесть как ту, так и другую из них, но определение это вышло чрезмерно громоздким.

XI

Логическим следствием осуществленного В. Л Комаровым возврата к монотипическим видам и отказа от подчинения одних видов другим явилось развитое им вскоре после завершения «Флоры Маньчжурии» учение о видовых рядах. В самом деле, такой возврат в глазах ботаника-эволюциониста только в том случае не имел бы характера шага назад или регресса, если бы мы нашли возможность каким-нибудь другим способом отобразить предполагаемые генетические связи принимаемых нами единиц и даже показать динамику их эволюции. Безусловно, легче всего добиться такой возможности путем введения новых надвидовых категорий, в которые и группировать близко родственные виды. До Комарова обычно принимались следующие категории (между родом и видом): подрод, секция, подсекция. Однако все они зачастую имели характер совершенно искусственных построений. Как показывают уже самые наименования их, они являлись результатом последовательного разделения рода на все менее крупные, подчиненные ему единицы; такое разделение производилось на основании более или менее удачно либо совсем неудачно, но обычно вполне произвольно выбранного морфологического признака или признаков.

Хорошей иллюстрацией такого разделения могут послужить секции рода *Cousinia* Cass., предлагавшиеся обоими монографами его — Бунге (1865) и Винклером (1892). Назовем наудачу хотя бы секцию *Annuae* Bge., объединявшую совсем не близко родственные друг другу однолетние виды рода, или такие секции, как *Uncinatae* C. Winkl., в которую входили весьма неоднородные виды с крючочками на верхушках наружных листочков обертки, *Nudicaules* C. Winkl., заключавшую в себе разнообразные виды с мало облиственными стеблями, *Inermes* C. Winkl., слагавшуюся совсем не близкими друг к другу видами с неколючими листьями, *Pectinatae* C. Winkl., объединявшую виды с гребенчато-реснитчатыми по краям листочками обертки, и т. д.

Вводя новую категорию — «ряд» (series), Комаров подчеркивал, что, в противоположность секции, она не является чисто морфологической, но филогенетической. Строил он свои ряды не «сверху», как это делается по отношению к секциям, но «снизу», т. е. путем объединения в один ряд близко родственных видов. Обратившись к упомянутому роду *Cousinia* Cass., мы увидим, что при таком подходе нам придется отнести к одному и тому же ряду, например, *C. pentacantha* Rgl. et Schmalh. из секции *Uncinatae* C. Winkl. и *C. Alberti* Rgl. et Schmalh. из секции *Pectinatae* C. Winkl. или *C. kokanica* Rgl. et Schmalh. из секции *Nudicaules* C. Winkl. и *C. Krauseana* Rgl. et Schmalh. из секции *Inermes* C. Winkl. и т. д. В. Л. Комаров (1934, стр. 7—8) указывал, что его «ряды» призваны заменить «линнеевские», «сборные» виды (conspecies) предшествовавших авторов. Вместе с тем совершенно очевидно, что они в общем соответствовали кернеровским «группам» видов или «ротам». Комаров рекомендовал начинать построение ряда с выбора основного («ведущего») вида, который можно было принять за исходный, группируя вокруг него остальные, близкие к нему. Для облегчения построения рядов на действительно филогенетической базе он предложил особый вариант географического метода филогенетической систематики, получивший название «метод рядов», в основу которого отчасти легла теория миграций, выдвинутая в свое время Морицем Вагнером. Метод этот стремится представить виды в движении, вскрыть ход хотя бы вероятной эволюции в пределах дан-

ной группы и в этом отношении имеет преимущество перед веттштейновским методом, приближаясь гораздо ближе к методу, применявшемуся Кернером в его работе с *Tubocytisus*.

Комаров не дал, подобно Веттштейну, подробного изложения своего метода; знакомиться с этим методом лучше всего, изучая монографию рода *Caragana* Lam. и, в меньшей степени, родов *Codonopsis* Wall. и *Epimedium* L. (Комаров, 1908). Важные дополнения к тому, что можно почерпнуть из этих монографий, содержатся в «Учении о виде» (Комаров, 1940; ср. в особенности стр. 5, 62 и 63). Работа с методом рядов начинается, как мы указали, с избрания основных видов и выделения естественных групп на основании филогенетического, а не только морфологического принципа. Делается морфологическая и географическая характеристика групп (или рядов), производятся пересмотр и оценка их признаков. При таком подходе обычно оказывается, что признаки, характерные для каждой из групп, могут быть весьма разнообразными: признаки, стойкие для одной, изменчивы в другой и т. д. При нахождении «основного», в принципе наиболее древнего вида группы, имеют значение следующие его особенности: 1) пластичность или лабильность вида, хорошая его «применяемость» к среде, т. е. «не приспособленность, но приспособляемость» (*Codonopsis tangschen* Oliv.); 2) морфологически центральное положение среди групп рода (*Caragana chamlagu* Kom.), а иногда даже наличие признаков, свойственных другим близким родам (*Epimedium diphyllum* Lodd.); 3) атавистические признаки (актиноморфность цветков у некоторых экземпляров *Caragana chamlagu* Kom. из Китая). Нередко удается опереться также и на факт геологической древности территории, занимаемой видом, а также использовать данные палеоботаники и т. д.

Отправляясь от «основного» вида, от сведений о геологическом прошлом страны, от изучения условий существования каждого вида, исследователь постепенно выясняет картину расселения видов, причем от более древних видов отводятся их дериваты. В примерах, разобранных Комаровым, полученные таким образом ряды обычно показывали адаптивные изменения (особенно по линии ксерофилизации); изменения прогрессивного характера отмечались значительно реже (ряд *Bracteolatae* Kom. рода *Caragana* Lam.).

В результате работы с таким методом мы получаем как бы родословие отдельных рядов (а в конце концов и всего рода). Оно выражается, помимо соответствующего расположения видов в пределах ряда, а также рядов в пределах рода, еще и графически, путем построения филогенетических схем, сопровождающих текст.

Отметим, что комментарии, дававшиеся Комаровым в его монографиях, в особенности в монографии рода *Caragana* Lam., составлялись им настолько ярко, что временами производили впечатление осязаемости хода эволюции в пределах рода. Само собой разумеется, это впечатление не гарантирует абсолютной правильности рисуемой картины и не исключает почти неизбежного при работе с методом рядов элемента субъективизма. В «Учении о виде» приведено несколько дополнительных примеров того, как ведется работа с методом рядов, однако изложены они в довольно поверхностной форме (Комаров, 1940; см. в особенности стр. 112—116 — *Polygonum aviculare* L.; стр. 186—191 — роды *Diapensia* L., *Caltha* L., *Syringa* L.).

Разумеется, возможно и составление карт распространения видов с указанием путей их расселения; однако Комаров в своих работах таких карт не давал. Из работ учеников Комарова богатый картографический

материал дан А. И. Поярковой (1933) в ее монографическом исследовании по роду *Acer* L., которое вообще может служить прекрасным образцом применения метода Комарова в его чистом виде. Однако необходимо отметить, что по крайней мере в отдельных случаях ученики Комарова при применении метода рядов впадали в некоторое эпигонство, подчас довольно наивного свойства; в виде примера можно сослаться на работу Н. В. Шипчинского (1924; ср. в особенности схему распространения и генетических связей видов рода *Trollius* L., помещенную на стр. 7).

Здесь следует особо подчеркнуть, что сам Комаров широко пользовался в своих работах и различными другими вариантами географического метода. Более того, он обычно выставляется в качестве одного из творцов концепции «пантопизма» в учении об ареале (ср. Шафер, 1956, стр. 223), не совместимой с теорией миграций, а следовательно, и с методом миграционных рядов (в последних своих работах Комаров, впрочем, довольно недвусмысленно высказался в пользу «монотопизма»; ср. в особенности Комаров, 1940). В той же работе, где был обоснован его метод, Комаров специально оговаривается, что его «миграционная точка зрения не противоречит реликтовой», как он называл точку зрения Веттштейна, тесно связанную с методом последнего; реликтовая точка зрения, по Комарову, «принимает во внимание только последнюю стадию процесса созидания современной флоры», почему миграционная «включает ее в себя, как часть в целое» (Комаров, 1908, стр. 384—385). В духе воззрений Веттштейна и с упоминанием его географо-морфологического метода написана уже упоминавшаяся, принципиально весьма важная статья о хвойных деревьях Маньчжурии (Комаров, 1901б), которая по какому-то досадному недосмотру не вошла в «Избранные сочинения» Комарова. «По-веттштейновски» трактованы роды *Caldesia* Parl., *Atragene* L. и *Convallaria* L. в «Учении о виде» (Комаров, 1940, стр. 154—158). Веттштейновский метод охотно применяли при обработке различных родов и отдельные из учеников и последователей В. Л. Комарова (например, Юзепчук, 1929, 1932 и др.).

XII

Мы видели, что Кернер сам выставлял свои воззрения по вопросу о виде как «реформу» в области систематики и флористики. Насколько известно, ни Веттштейн, ни Комаров не употребляли подобного выражения в приложении к своим взглядам и работам (может быть, потому именно, что во многом повторяли Кернера). Однако А. А. Еленкин в одной из своих двух статей, о которых дальше будет идти речь и которые в основном посвящены тому, что он называл «методом Веттштейна—Комарова», писал даже о «перевороте», который произойдет в будущем, когда идеи Веттштейна (и Комарова) «в полном их объеме проникнут во все области систематики» (Еленкин, 1903а, стр. 4; ср. Еленкин, 1903б, стр. 239).

И действительно, концепция вида, возникновение, развитие и окончательная разработка которой тесно связаны с этими тремя именами, была в полном смысле тем неизбежным переворотом, который ознаменовал переход к новому периоду развития систематики, получающей теперь название «филогенетическая». До известной степени новая концепция вида как бы синтезировала обе предшествовавшие основные концепции, о которых упомянуто ранее, заимствовав от линнеевской представление о реальности вида, о его монотипичности и неделимости как таксономической категории, о принципиальном отличии вида от разновидности, о географической и

экологической специфичности вида и т. д. От политипической концепции вида в ее «последарвиновском», энглеровско-ашерсоновском варианте новая концепция взяла представления об общем происхождении близких видов-рас и об их «разностепенности», равно как и стремление показать динамику эволюционного процесса и филогенетические связи различных единиц. В то же время новая концепция была тем видом новаторства, которое, внешне придерживаясь старых традиций и даже возвращаясь к ним, по существу отличалось от прежних концепций самым коренным образом, являясь, по крылатому выражению, «традицией в развитии».

Итак, кернеровско-комаровская концепция вида была третьей по счету крупной концепцией в области теории вида, явившейся на смену и декандолевской, и энглеровской политипической концепции, совершенно подобно тому как и политипическая концепция в свое время явилась на смену монотипической линнеевской.

Этому положению не противоречит и тот факт, что как та, так и другая сосуществуют в работах флористов и систематиков в течение чуть ли не всего последарвиновского периода в истории нашей науки, — и это опять-таки подобно тому, как и монотипическая линнеевская концепция долгое время существовала наряду с политипической, взятой в ее первоначальной форме. Напомним, что Дарвин (Darwin, 1901), например, сам сравнивал такие сочинения своих современников, как флоры Бабингтона (Babington, 1856) и Бентама (Bentham, 1858): он обращал внимание на то, что в первой из них был приведен 251 вид из состава родов, для которых во флоре Бентама их приводилось лишь 112.

Подобно Кернеру, Комаров отталкивался в своих работах от учения Дарвина и по преимуществу руководствовался его идеями при создании своей концепции вида. Как и Кернер, он воспринял идею о различных фазах развития вида (разработанную, как известно, Геккелем в стройную теорию), остающегося, однако, видом на всем протяжении своего существования, а также мысль о том, что задача классификации не в объединении систематических единиц в группы по степени их сходства, но в восстановлении их «генеалогии» или, как мы теперь говорим, филогении. Отдавая должное Кернеру, с поразительной быстротой реагировавшему на книгу Дарвина предложением своей реформы, мы, однако, говорим все время о комаровской концепции, так как берем ее сейчас в том виде, какой она приняла в работах Комарова, значительно ее развившего и видоизменившего, с полным учетом достижений не только Кернера, но и других своих предшественников.

Наиболее важным и существенным в концепции Комарова мы считаем то, что как виды в его понимании (т. е. в смысле рас или племен), так и слагающиеся из них ряды, хотя и сближаются: первые — с монотипическими видами Линнея и линнеанцев, а вторые — со сборными видами «укрупнителей», на самом деле не являются больше чисто морфологическими построениями и потеряли свое значение в качестве таксономических категорий определенного ранга, приняв филогенетическую ориентировку. Поэтому как «виды», так и «ряды» Комарова, несмотря на некоторые черты сходства с соответствующими «таксонами» прежних авторов, вплоть до формального совпадения в отношении их объема, в принципе от них глубоко отличны. Виды Комарова монотипичны, как и виды Линнея, но не неизменны и не всегда могут быть легко охарактеризованы четким диагнозом. Нередко они крайне полиморфны, как и виды «укрупнителей», заключая в своем составе множество разнообразных форм, но в то же время «целостны» и выступают как некоторая отдельность, а не как их

сумма. Вместе с тем в ряды соединяются близкие виды, подобно тому как это делалось и раньше при конструировании различных надвидовых групп, однако не по общим для них признакам, «выносимым за радикал», но путем выяснения их (видов) «генеалогии», если употреблять выражение Дарвина.

Неудивительно, что, в противоположность политипической концепции, комаровская наилучшим образом отвечает третьему периоду развития систематики. Технически такие категории, как комаровские «вид» (в смысле расы) и «ряд», предельно удобны с точки зрения систематика-филогенетика, которому не приходится ломать голову над тем, какой ранг придать той или другой расе, и которому предоставляется возможность располагать, переставлять, группировать и перегруппировывать расы с большой свободой, не будучи излишне связанным путами номенклатурных правил.

Что же касается политипической концепции, то, как мы увидим из дальнейшего, наскоро перестроившись после Дарвина в духе эволюционизма, она упорно отстаивает свои позиции вплоть до настоящего времени. Однако попытка во что бы то ни стало удержать как ее, так и связанную с ней многоэтажную номенклатуру, как якобы вполне пригодные в качестве «рабочего инструмента» филогенетической систематики, невольно приводит на память известное выражение о новом вине, вливаемом в старые меха. Мы убеждены в том, что когда-нибудь самая идея изображения филогенетических связей с помощью подчиненных друг другу и расположенных в линейный ряд эпитетов будет восприниматься как некоторый исторический курьез в такой же мере, как сейчас нам кажется курьезом практиковавшееся до Линнея использование по существу диагнозов видов в качестве их наименований. Относительно же внесения в системы низших единиц субъективного и условного момента той или иной оценки их таксономического ранга или какого-либо другого «статуса» должно заметить, что заинтересованные в ней легко могут ее произвести, применяя такие, например, обозначения, как «вид первой степени», «вид второй степени», «вид третьей степени» (или ранга), и употребляя такие технические приемы, как разные шрифты для названий видов-рас различной значимости. На этот путь давно уже встали батологи, причем автор этого приема, Фокке, различал пять степеней для видовой категории в роде *Rubus* L. (Focke, 1877). Густафсон (Gustafsson, 1943) справедливо отмечал, что прием этот должным образом еще не оценен до настоящего времени. Другим аналогичным приемом является введение буквенных символов, помещаемых между названиями рода и вида, как это уже предлагалось для обозначения различного возраста видов (см. Быков, 1939) или как это рекомендовано «Международными правилами ботанической номенклатуры» для обозначения апомиктических видов, принципиально не сравнимых с размножающимися половым путем видами высших растений (оговоримся попутно, что огульное выделение всех апомиктов в одну категорию вряд ли целесообразно, так как они в свою очередь могут быть весьма неравноценными таксономически).

Принятие комаровской концепции вида неизбежно влечет за собой повышение в ранге до степени вида множества единиц, до того рассматривавшихся в качестве подвидов или разновидностей, а также установление многочисленных новых видов, до того не различавшихся вовсе. После первых же выступлений Комарова на научном поприще (и еще до завершения «Флоры Маньчжурии») он был причислен к «последователям проф. Веттштейна в направлении дробления форм на основании не только морфологических, но и географических признаков» (Кузнецов, 1903,

стр. 196), а Веттштейн, нужно сказать, был одним из тех ботаников, которых Брикэ (Briquet, 1899) именовал неожорданистами и обвинял в «пульверизации» видов.[1] Обрабатывая монографически род *Caragana* Lam., Комаров, по собственному его признанию, сделанному много лет спустя в беседе с А. И. Поярковой, был несколько устрашен большим количеством видов, которые ему здесь пришлось установить, придерживаясь новых взглядов на объем вида; поэтому он воздержался от выделения некоторых видов, причисленных им, вопреки собственным установкам, к уже известным в качестве разновидностей. Позднее он стремился обычно к достижению большей последовательности в этом отношении.

В предисловии к первому тому «Флоры СССР» В. Л. Комаров (1934, стр. 6) признавал, что значительная часть «географических видов» нашей флоры оказалась до сих пор еще неописанной. Он лично поощрял своих сотрудников к выявлению таких видов, а в одной из своих последних обработок описал в качестве нового вида восточноазиатскую черемуху, несмотря даже на то что, — по его собственным словам, — отличительных признаков ее недостаточно, пожалуй, для отделения в особый вид (Флора СССР, т. X, 1940, стр. 578) и «дивергенция черемухи на два вида сравнительно молодая и еще не вполне закончена» (там же, стр. 579).

Мы не говорим здесь о том, что были у Комарова, по-видимому, и ошибки при установлении новых видов; мало убедительны, например, некоторые виды манника из числа описанных им во «Флоре СССР» (т. II, 1934). Тем не менее, всякое противодействие выявлению конкретных видов, в том числе даже самых молодых, и порицание «дробительства» в той форме, в какой последнее практиковалось и рекомендовалось Комаровым, не могут быть приветствуемы. Было бы совершенно противоестественным и необъяснимым с точки зрения теории Дарвина, если бы в группе живых существ, всеми признаваемой за «победившую в борьбе за существование» (Голенкин, 1927), не наблюдалось характерной для нее тенденции ко все большему и большему доминированию путем образования многочисленных и разнообразных форм, стремящихся заполнить все новые и новые уголки земли. Полное познание растительного мира не мыслится без исчерпывающего охвата всех реально существующих рас, населяющих нашу планету, и имеющая подчас место агитация в пользу занижения числа различаемых видов в целях облегчения процесса их определения или по каким-либо другим аналогичным мотивам не рациональна с точки зрения как теоретика, так и практика.

Говорят, что «пульверизация» видов — большое зло и что она является «тяжелой по своим последствиям для науки» (Тахтаджян, 1955, стр. 790). Однако необходимо стремиться отобразить природу такой, как она есть, а не такой, какой нам ее удобнее или просто даже хочется видеть, закрывая глаза на факты. К тому же говорить о «пульверизации» видов по отношению к выделению географических рас совершенно неправильно, так как в результате его в каждом отдельном районе оказывается представленным только по одному виду каждого типа (т. е. ряда). Выражение «пульверизация» в применении к видам растений относилось первоначально к родам с хорошо выраженным явлением «грегаризма» (Юзепчук, 1936), т. е. преимущественно апомиктическим или полуапомиктическим, у которых выпадает нормальный половой процесс и вследствие этого

[1] Это выражение впервые было употреблено, насколько известно, Планшоном в 1875 г. (см. Тимирязев, 1914), т. е. имеет более чем 80-летнюю давность. А. И. Толмачев (1956, стр. 793) совершенно напрасно приписывает его А. Л. Тахтаджяну.

популяции превращаются в «ценопопуляции». При изучении подобных родов «пульверизация» является совершенно необходимым для познания реально существующей у них дифференциации форм, полностью оправдавшим себя исследовательским приемом и для науки, кроме пользы, ничего не принесла (см., например, новейшие шведские работы по родам *Rubus* L., *Alchemilla* L. и др.), о чем мы рассчитываем подробнее высказаться в другой работе [ср. также сказанное по этому поводу Густафсоном (Gustafsson, 1943, p. 25)].

XIII

Опубликованное в эпоху, когда в нашей науке уже прочно утвердилась концепция политипического вида, введение к «Флоре Маньчжурии» сыграло исключительную роль в истории русской флористики, революционизировав представления наших флористов о виде, почему мы и выделяем его из числа других выступлений Комарова по вопросу о виде. Оно сразу же получило соответствующий резонанс. Здесь нужно особенно отметить две упомянутые статьи А. А. Еленкина, который был едва ли не первым автором, открыто признавшим большое значение идей В. Л. Комарова. Статьи эти привлекли к себе внимание ботанической общественности и много обсуждались.

Еленкин сближал работы Веттштейна и Комарова, неоднократно упоминая о «методе Веттштейна—Комарова». «Кого из беспристрастных исследователей не повергало в глубокое уныние периодическое разъединение и воссоединение в одно целое какой-либо группы близких коллективных видов, как печальный результат применения исключительно лишь морфологического метода, безраздельно и победоносно царившего до сих пор в систематике. . . Кто и что могло гарантировать продолжительную жизнеспособность сборной („коллективной“) видовой единицы, как целого, если существование ее всецело основывалось лишь на личных воззрениях того или другого автора. . . В итоге получалась настоящая Сизифова работа» (Еленкин, 1903а, стр. 4). Идеи Веттштейна и Комарова, по Еленкину, «несомненно находятся в известной степени в связи между собой», но «основную мысль последнего, мысль о накоплении видовых признаков под влиянием вековых изменений. . . всей географической области» Еленкин считает совершенно самостоятельной идеей: «И мне думается, что основное положение Комарова совершенно независимо и как нельзя более удачно разрешает вопрос о коренном различии индивидуальных и видовых признаков».

Основная (специальная) часть статьи Еленкина содержит ряд взятых из области лихенологии примеров замещающих видов (европейских, с одной стороны, и сибирских, с другой); из нее видно, что явление замещающих видов широко распространено и среди лишайников.

Первая статья Еленкина подверглась критике со стороны Н. И. Кузнецова, который в своей рецензии на нее отметил как «весьма любопытное явление» факт замещения многих обыкновенных в Европе лишайников в пределах Сибири другими, весьма близкими «замещающими» видами и даже воспроизвел соответствующую табличку этих видов из работы Еленкина. В конце своей рецензии он упрекает Еленкина за постоянную ссылку на «теорию Веттштейна—Комарова», что Кузнецов считает «маленьким недоразумением». По уже цитированному мнению Кузнецова, Комаров принадлежит лишь к последователям Веттштейна в направлении дробления форм на основании не только морфологических, но и географических признаков; об «особой специальной теории Комарова»

Кузнецову «не известно», «а потому странно звучит», по его словам, «в статье г. Еленкина чуть ли не на каждой странице эта ссылка на „теорию“ Веттштейна—Комарова, причем даже несуществующая „теория“ Комарова ставится выше и ей придается больше значения, чем „теории“ Веттштейна».

Положительную сторону работ Комарова Кузнецов видит в том, что он «не только отлично определяет растения, но в работах своих задается вопросами и более общими, связанными с вопросами видообразования. . . но какой-либо новой „теории“ видообразования пока еще Комаров. . . не дал. . . Я уверен, что это отлично понимает и сам В. Л. Комаров, долженствующий по справедливости не менее других удивиться, что ему приписывают то, в чем он пока и неповинен». Далее Н. И. Кузнецов (1903, стр. 196—197) добавляет, что Еленкин, по-видимому, «не усвоил хорошо даже точку зрения В. Л. Комарова на понятие „вид“ и „раса“, и, указывая, что воззрения Комарова должны произвести чуть ли не целую революцию в систематике растений и животных, сам все время преспокойно смешивает эти два понятия, называя одну и ту же форму то видом, то расой».

Сейчас нам совершенно ясно, что недоразумением, притом не «маленьким», но крупным, была как раз рецензия Кузнецова, которую Еленкин не оставил без ответа. В том же 1903 г. он опубликовал вторую статью (Еленкин, 1903б), уже полемического характера, сыгравшую, однако, еще бóльшую роль, чем первая, в особенности потому, что в ней, как говорится, были поставлены все точки над «i» в отношении таксономической трактовки и номенклатуры рас и весь вопрос впервые получил ясность, какой ему не было придано и самим Комаровым во «Флоре Маньчжурии», где раса еще противополагалась виду, подобно тому как это делалось Коржинским.

Дав исчерпывающее объяснение по поводу того, чтó он понимал под «методом Веттштейна—Комарова», Еленкин прекрасно ответил на «ядовитые» указания Кузнецова, будто бы он сам смешивает понятия «вид» и «раса», называя одну и ту же форму то так, то иначе. «Если я всякий раз и называю видом то, что Веттштейн и Комаров называют „подвидом“ и „расой“, то делаю это вполне сознательно и отлично знаю, что этим хочу сказать», — писал Еленкин. Указав далее, что дело вовсе не в том, чтобы заменить старое, неопределенное и чисто морфологическое представление о подвиде совершенно новым, как бы мы его ни называли, Еленкин (1903б, стр. 236) прибавляет: «Лично же я предпочитаю все-таки оставить название „вид“ (в смысле „подвида“ или „расы“) за вполне реальной величиной, а отвлеченную единицу, слагающуюся из нескольких реальных, т. е. „вид“ в смысле Веттштейна, называть как-нибудь иначе, например, „отвлеченным“ или „теоретическим“ видом».

Еленкин ставит вопрос: как же смотреть на «устойчивые виды, которые нельзя дробить (например, монотипные роды)»?

Здесь, по его мнению, дело сводится к сравнению величины видов, что при современном состоянии наших знаний нельзя подвергнуть точному учету, и поэтому такие виды практически всегда можно приравнять к расам или подвидам (там же, стр. 237). Нам пока остается лишь констатировать факт различного происхождения таких неоднородных видов, определяя величину их морфологических различий, так сказать, на глаз, словами «больше» или «меньше». Но все это имеет значение и важность только для монографий, во флористических же работах «всегда можно согласиться, во избежание лишней путаницы, называть „видами“ (в смысле

„рас“) все, даже и несравнимые между собой растительные ботанико-географические единицы» (там же, стр. 238). Еленкин особо подчеркивает, что «одной из крупных заслуг теории Веттштейна и Комарова является изгнание из систематики этого промежуточного между двумя видами, морфологически неопределенного представления о „подвиде“ систематиков старой школы, в сущности решительно ничего не выражавшего и служившего только щитом, которым прикрывали собственное колебание, куда именно отнести данную форму» (там же).

После статей Еленкина, в настоящее время почти забытых, но в свое время, несомненно, сыгравших немаловажную роль в смысле популяризации идей Комарова, в работах русских флористов все чаще и чаще стала выражаться солидарность с Комаровым в понимании видовой единицы, а соответствующие практические выводы все больше и больше сказываться на этих работах.

Одним из первых идеи Комарова воспринял такой патриарх отечественной флористики, как Д. И. Литвинов, неоднократно упоминавший о них в своих работах. Этот факт представляется нам легко объяснимым, если вспомнить, что Литвинов всегда с большим (напрашивается даже эпитет «благоговейным») вниманием относился к наследию корифеев отечественной флористики, близко подходивших, как было отмечено, к географической концепции вида.

В своей замечательной работе о *Calamagrostis Langsdorffii*(Link) Trin. и близких видах (Литвинов, 1911), вышедшей уже после опубликования Комаровым «Введения к флорам Китая и Маньчжурии» (1908), т. е. после предложения «метода рядов», Литвинов выявил ближайших родичей названного евро-сибирского вида и с большей или меньшей детальностью упоминал еще и о среднеевропейской горной *C. villosa* Mutel, о субарктической циркумполярной *C. phragmitoides* Hartm. и о кавказской *C. teberdensis* Litw. Упоминал он и о существовании нескольких локальных скандинавских форм, занимающих среднее положение между *C. Langsdorffii* и *C. phragmitoides*, и довольно подробно остановился на более широко распространенной *C. elata* Blytt, которую считал молодым (послеледниковым) дериватом *C. Langsdorffii*. Наиболее древним видом всей группы Литвинов считал *C. Langsdorffii*, некогда проникавшую далеко на запад; ареал ее был разорван в ледниковое время, в результате чего и отчленилась упомянутая *C. villosa*. Во всей работе построен, таким образом, типичный «ряд» в смысле Комарова и отдельные члены его трактуются как особые виды, причем выясняются и их филогенетические отношения.

Работа Литвинова (1911) буквально пестрит положениями, выдержанными в духе идей Комарова. Так, в ней говорится, что «вторым аргументом» против соединения *C. villosa* и *C. Langsdorffii* в один вид (помимо всегда простых стеблей и вдвое более короткого язычка у *C. villosa*) «служит разобщение площадей их обитания — факт, усиливающий таксономическое значение тех небольших „морфологических“ отличий, которые их разделяют» (там же, стр. 74). Ареал *C. elata* представляется Литвинову «достаточно обособленным, почему есть возможность трактовать последнюю за особый вид» (там же, стр. 75). О *C. teberdensis* он также пишет, что несомненная изолированность ее местонахождения, «при наличии хотя бы незначительных отличий, дает право трактовать эту форму за самостоятельный вид» (там же, стр. 77).

Литвинов идет даже так далеко, что упрекает Комарова за соединение во «Флоре Маньчжурии» *C. villosa* и *C. Langsdorffii* в один вид под приоритетным названием *C. villosa* Mutel, «в противоречие собственным же

идеям, развиваемым им в предисловии к „Флоре Маньчжурии", где географическое разобщение выставляется как важное указание систематику на различение (так! — *С. Ю.*) рас или подвидов — понятие, по его мнению, долженствующее заменить собою то, что называется видом» (там же, стр. 74).

Упрек этот, безусловно, несправедлив. Еще до того, как он был сделан, он был как бы заранее отведен Н. И. Кузнецовым (1903, стр. 239), писавшим, что, насколько он успел ознакомиться с фактическим материалом автора «Флоры Маньчжурии», его «теоретические воззрения стоят до известной степени особняком, а при применении их автор все же невольно уклоняется от них. . . Но я указываю на это вовсе не в упрек автору, явление это неизбежно. То же самое случалось и с другими авторами, например, с акад. С. И. Коржинским при обработке им флоры востока Европейской России. . . Чтобы провести свои идеи, Комарову пришлось бы переработать заново, с новой точки зрения все виды изучаемой им флоры, да и не одни эти виды, а пожалуй более или менее целиком все роды, в исследуемой флоре встречающиеся. А это труд, совершенно непосильный одному человеку».

Из ботаников среднего (в то время) поколения нужно особо отметить В. Н. Сукачева, полностью принявшего взгляды Комарова и писавшего в предисловии к своей работе по систематике берез, что основной систематической единицей он будет «считать то, что понимал В. Л. Комаров под именем расы, а А. П. Семенов-Тянь-Шаньский под понятием „subspecies". Однако полагаю, что ни термин „раса", ни „подвид" неудобны. Против принятия термина „раса" многие уже возражали то, что под расой в прикладной ботанике и зоологии подразумевают совсем иное, а название „подвид", где есть приставка „под", неудобно для единицы, которая является основной. Поэтому я полагал бы, что лучше пользоваться старым привычным термином "вид", но дать ему определенное, указанное выше значение. Удержание понятия „вида" в том смысле, как его понимает А. П. Семенов-Тянь-Шаньский, я считаю излишним. В одних случаях в этом смысле „вид" сольется с тем понятием, которое В. Л. Комаров назвал „раса", в других (conspecies) это будет то, что В. Л. Комаров называет рядом генетически близких видов (series). Введение последнего понятия мне кажется очень удачным» (Сукачев, 1911, стр. 204—205).

Как видим, Сукачев подошел чрезвычайно близко к тому, что писал восемью годами раньше него Еленкин, за тем исключением, что последний еще не пользовался позднее предложенным понятием «ряд», употребляя вместо него термин «абстрактный вид», в науке (как особая категория) не удержавшийся.

Можно было бы перечислить еще ряд подобных же выступлений русских флористов, присоединившихся к взглядам Комарова на основную единицу флористики еще в дореволюционные годы, но мы сейчас ограничимся тремя охарактеризованными выше. Первоначально концепция Комарова как бы соперничала с чисто энглеровской, к которой у нас склонялся уже упомянутый профессор Кузнецов, выступивший и работавший на научном поприще несколько раньше Комарова. Как известно, Кузнецов писал свою магистерскую диссертацию, а именно монографию подрода *Eugentiana* рода *Gentiana* (1894), в значительной степени на материале Берлинского ботанического сада, будучи тесно связан как с директором его Энглером, в журнале которого («Engler's Botanisches Jahrbuch») он долгое время сотрудничал, так и со многими учениками Энглера.

Как упомянутая монография, так и основанное Кузнецовым позднее издание «Flora caucasica critica» отличались всеми достоинствами и недостатками произведений ботаников энглеровской школы. Произведения эти сразу же впечатляют своею солидностью и фундаментальностью, внешней полнотой изложения, тщательной проработкой всяческих деталей, уснащенностью многочисленными примечаниями. В то же время для них типичны слишком широкая трактовка видовой категории и далеко не достаточное внимание, уделяемое конкретным единицам — расам; преобладает чисто морфологическое направление при оценке форм, и с недостаточной точностью используются данные географического характера при выполнении соответствующих филогенетических построений, которые поэтому по большей части не убеждают читателя и по проверке нередко оказываются неправильными. Нужно сказать, что все первое 15-летие текущего века русская флористика испытывала на себе сильное влияние созданной в это время Кузнецовым школы, и на фоне работ ее представителей и последователей работы сторонников идей Комарова первоначально несколько терялись. Однако постепенно это соотношение стало коренным образом изменяться в обратную сторону.

Знаменательно, что былую трактовку низших таксономических категорий в конце концов отвергли даже некоторые из первоначально принадлежавших к кругу Кузнецова флористов, например Ю. Н. Воронов, П. И. Мищенко, Д. И. Сосновский и, до известной степени, Н. А. Буш (сам Кузнецов, однако, до последних своих работ флористического характера оставался верным концепции политипического вида; ср. Кузнецов, 1911 и 1912—1916).

Но особый успех идеи Комарова имели у представителей молодого (в то время) поколения флористов, первые выступления которых имели место накануне Октября или уже в советское время. Многие из них являлись непосредственными учениками Комарова (М. М. Ильин, Г. К. Крейер, В. А. Петров, М. Г. Попов, С. В. Юзепчук[1]).

Одному из них, а именно Петрову, принадлежит интереснейшая попытка составления (для Якутии) такой местной флоры, в которой, по выражению Комарова, «планово проведена географическая точка зрения на растительный вид»; к сожалению, вышел в свет всего лишь один выпуск этой флоры (Петров, 1930). В предисловии к ней Петров дал свое определение понятий «вид-раса» и «видовой ряд». Его определение вида приводилось выше; видовые ряды Петров считает «продуктом исторически обусловленной дифференциации единых исходных видовых типов» (там же, стр. XI).

XIV

К тому времени, когда сформировался основной коллектив, взявший на себя поистине героический труд составления «Флоры СССР», и когда начала функционировать комиссия по выработке тех установок и директив, которые этот коллектив должен был принять за руководство, комаровская концепция вида как расы господствовала в СССР повсеместно: в Ленин-

[1] Первое оригинальное наше сообщение (на собрании студенческого ботанического кружка в 1916 г.) представляло попытку различить расы «сборного вида» *Anthyllis vulneraria*, встречающиеся в европейской части нашей страны, которые трактовались как отдельные виды. В таком же роде были и два последующих наших выступления на заседаниях Русского ботанического общества в 1919 и 1922 гг. с сообщениями «О сборном виде *Linum heterosepalum*» и «К систематике рода *Dryas* L.». Данные всех этих сообщений впоследствии вошли в соответствующие обработки во «Флоре СССР».

граде, где находилось большинство участников коллектива; на Кавказе, где тогда развивал кипучую деятельность А. А. Гроссгейм и уже создалась школа Д. И. Сосновского; в Ташкенте, где работали В. П. Дробов, М. Г. Попов, Е. П. Коровин, М. В. Культиасов, А. И. Введенский; в Харькове, где над изучением родной флоры работала группа украинских флористов, в значительной своей части стоявшая на комаровских позициях.

Естественно, что у членов комиссии, вырабатывавших инструкции и рекомендации для сотрудников «Флоры СССР» и сразу же признавших необходимость добиваться по возможности полного единообразия в отношении трактовки низших таксономических категорий, не было и не могло быть никаких особых колебаний относительно ее характера. Соответствующее решение было принято единодушно, несмотря на то что в состав комиссии входили Б. А. Федченко и Р. Ю. Рожевиц, в прежних своих работах более склонявшиеся (в особенности первый) к концепции политипического вида и даже к «германским приемам классификации», т. е. к «ашерсоновщине». Примечательно, что не возражал против решений комиссии и Кузнецов, эпизодически принимавший участие в ее работах.

К сожалению, изложение принятых в качестве обязательных для сотрудников «Флоры» установок в вопросе о виде в предисловии, предпосланном всему изданию за подписью В. Л. Комарова, оставляет желать лучшего. Наиболее существенная и ответственная часть этого изложения дана не в формулировке самого Комарова (главного редактора «Флоры»), но в виде особых «основных положений» для работы по «Флоре», одобренных на конференции геоботаников и флористов, созывавшейся в феврале 1931 г. (текст «положений» составлялся В. И. Кречетовичем). Комаров, не принимавший непосредственного участия в работах упомянутой комиссии, лишь присоединил эти «основные положения» к своему, на наш взгляд несколько неудачно составленному предисловию (Комаров, 1934). В нем он справедливо отметил, что направление, на котором остановились сотрудники «Флоры», более соответствует хозяйственным требованиям при введении дикорастущих растений в культуру, прибавляя, что «констатирование при этом текучего эволюционного процесса делает признание мелких видов и видовых рядов более приемлемым с точки зрения диалектического понимания природы» (цит. соч., стр. 8). Самое учение о рядах он охарактеризовал лишь вскользь, не настаивая на обязательности их построения. В то же время он неправильно приписал авторам «Флоры» стремление (на самом деле им совершенно чуждое) «признавать за самостоятельные виды все растения, хотя бы и очень близкие, но обладающие какими-либо наследственно передающимися признаками, по которым их можно отличать», противопоставляя это направление тому, которое «связано с именами английских ботаников Бентама и Гукера и нашего Максимовича» и которое якобы «видело свою заслугу в том, чтобы выяснить родство организмов» (там же, стр. 7).

Безусловно, такое противопоставление неправильно освещало действительное положение вещей. В упомянутом тексте «основных положений», дословно воспроизведенных самим же Комаровым, сказано: «. . .„Флора“ в отношении принятых в ней систематических единиц. . . должна быть проникнута духом эволюционного учения . . . категории вида и рода желательно брать в их более узком естественном толковании, отражающем генетические, а не формальные взаимоотношения родственных организмов». Кречетович шел даже так далеко при изложении «положений», что выставил такое поистине невыполнимое требование: «Не только расположение материала, но и построение ключей и аналитических

таблиц должно определяться, кроме соображений удобства и практичности, необходимостью отражать естественные, филогенетические связи, генеалогию разбираемых групп» (там же, стр. 11). Ничего похожего на подобные требования мы не найдем в трудах Бентама и Гукера и даже Максимовича, при своих построениях скорее старавшихся, если пользоваться выражением, взятым из того же предисловия, «заковать в неподвижную формулу вечно изменчивую сущность вида» (там же, стр. 5). Мы не говорим уже о том, что взятые из работы Максимовича данные по систематике и филогении бересклетов, воспроизведенные в предисловии к первому тому «Флоры» в качестве иллюстрации выставленных положений, в настоящее время совершенно устарели и новейшими монографами рода не принимаются.

Для уяснения подлинных установок, которыми на деле руководились (или должны были руководиться) авторы «Флоры СССР», в значительной своей части непосредственные ученики или идейные последователи Комарова, лучше всего обращаться не к предисловию к первому тому «Флоры СССР», но к более ранним работам Комарова, в особенности к «Флоре Маньчжурии» и «Введению во флору Монголии и Китая». Всегда помнили авторы «Флоры» и о знаменитом, уже цитированном и разобранном «камчатском афоризме» Комарова, который он позднее, как было указано, сам подробно комментировал в «Учении о виде» (1940) и о котором писал, что «с помощью этого метода можно объективно решать вопрос о признании данной формы временной, случайной, и относить ее в ранг форм или, если обнаружена ее географическая определенность при наличии системы признаков, видом» (там же, стр. 61).

Известное сочинение Комарова «Учение о виде у растений» имело для сотрудников «Флоры» гораздо меньшее значение уже потому, что оно вышло в 1940 г., когда «Флора» была написана более чем наполовину. К тому же основной вывод «Учения» — уже рассмотренное совершенно новое определение вида — практически ничего не дает флористу.

Странно было бы ожидать, чтобы те установки в вопросе о виде, о которых шла речь выше, последовательно проводились во всех обработках многочисленных авторов коллективной «Флоры СССР». Необходимо учитывать, что в числе их были и представители старшего поколения флористов, чуждые (по крайней мере первоначально) идеям и концепциям Комарова. Из них мы назовем А. В. Фомина и Н. А. Буша, в прошлом ближайших сотрудников Кузнецова, который в свое время полемизировал, как мы видели, на страницах «Трудов Ботанического сада Юрьевского университета» с пропагандировавшим идеи Комарова Еленкиным. Был здесь и Б. А. Федченко, который в своей известной диссертации о роде *Hedysarum* L., вышедшей в свет уже значительно позже «Флоры Маньчжурии», придерживался концепции политипического вида и местами доходил до типично «ашерсоновской» таксономии (Федченко, 1902; ср. в особенности стр. 235—243, 255—259, 292—294, а также 42 и 43). В других своих работах Федченко, впрочем, не отличался особой принципиальностью в данном вопросе.

Довольно значительную группу авторов «Флоры» составляли непосредственные ученики или ближайшие сотрудники Федченко; к их числу относились, например, Р. Ю. Рожевиц, О. Э. Кнорринг, в значительной степени Е. Г. Бобров, бывшие уже вполне сложившимися научными работниками ко времени начала работы над «Флорой». Все они, безусловно, не могли полностью «перестроиться» в отношении привычных для них воззрений и таксономических приемов. В результате мы видим, например,

разительную разницу в обработках отдельных родов злаков, принадлежащих Рожевицу, с одной стороны, и Невскому, с другой. Что касается Кнорринг, то она сразу же показала невозможность для себя встать на комаровскую точку зрения в вопросе о виде при обработке рода *Convallaria* L., из которого выпали в качестве самостоятельных единиц как упомянутая ею в примечании к *C. majalis* L. — *C. manshurica* Kom. (вряд ли, впрочем, отличающаяся от *C. Keiskei* Kudo), так и *C. transcaucasica* Utk., принятая Гроссгеймом уже в первом издании его «Флоры Кавказа» (1928). Бобров (в соответствующем томе «Флоры СССР») был первым автором, открыто нарушившим данные Комаровым установки в своей обработке рода *Trifolium* L. (что особо подчеркивалось в западной литературе; ср. Hultén, 1951) введением категории подвида и разновидности для единиц «расового» значения и, таким образом, впервые допустившим здесь «пульверизацию» понятия «вид». Последовательным Бобров при этом, однако, не был, трактуя некоторые из географических рас как отдельные виды.

Позднее по стопам Боброва пошли и некоторые другие авторы, в особенности Я. И. Проханов и М. Г. Попов. В последних томах «Флоры» отход от комаровской концепции вида стал нередко выражаться еще и в тенденции вообще игнорировать географические расы, сводя их в синонимику. Дошло до того, что даже формы, стандартные для комаровского объективного метода, связанного с «камчатским афоризмом», а именно *Allocarya asiatica* Kom. и *A. plebeja* (Cham.) Greene вполне субъективно были слиты Поповым в один вид; Попов считал, что их отличия «имеют только небольшой количественный характер», с чем невозможно согласиться. Подчеркиваем, что не только каждый экземпляр, но и каждый зрелый орешек *Allocarya* данного типа без всяких затруднений может быть отнесен или к одному, или к другому из названных видов без знания происхождения образца; отрицать это можно, только будучи слепым или из упрямства. Редакция «Флоры» несомненно сделала большую ошибку, безоговорочно опубликовав совершенно неприемлемую точку зрения Попова относительно этих двух видов, различение которых с позиций принятых во «Флоре» установок и вообще комаровского метода является принципиально важным.

Наконец нужно особо отметить, что к сотрудничеству во «Флоре» привлекались и начинающие, еще неопытные работники, «не знающие морфолого-эколого-географического метода или не умеющие им пользоваться» (Введенский, 1957, стр. 47). Чтобы не быть голословным, сошлемся на обработки родов *Scopolia* Jacq. и *Physochlaina* G. Don, резко выделяющиеся среди превосходно обработанных А. И. Поярковой близких родов сем. *Solanaceae*. О разительно неодинаковой степени подготовки («skolning») отдельных авторов «Флоры» писалось и в западной литературе (ср. Hultén, 1951).

Однако все эти отдельные уклонения от принятых установок и срывы компенсируются значительным количеством обработок, в которых в большей или меньшей степени строго и последовательно проводятся идеи и практические предложения Комарова. Особое внимание привлекают к себе, естественно, обработки самого Комарова, из которых очень интересными представляются обработки рода *Juniperus* L. в первом томе «Флоры», рода *Populus* L. — в пятом томе, подрода *Eu-Sorbus* Kom. рода *Sorbus* L. — в девятом томе и рода *Padus* Mill. — в десятом томе. Обработка рода *Polygonum* L. (кроме секции *Aconogonon* Meisn.) из пятого тома, комментированная, к слову сказать, в «Учении о виде» (Комаров,

1940, стр. 112—116), во многом также весьма интересная, отличается, однако, своей явной недоделанностью.

Далее следует назвать прекрасную обработку отдельных родов злаков, выполненную С. А. Невским (в особенности родов трибы *Hordeeae* Benth.); обработки А. И. Введенского (в особенности таких групп, как роды *Allium* L. и *Tulipa* L., секция *Juno* рода *Iris* L., роды *Dictamnus* L. и *Pedicularis* L.); совершенно исключительную по своему значению обработку рода *Astragalus* L., в большей своей части сделанную Н. Ф. Гончаровым; многие из обработок Б. К. Шишкина, в особенности из состава семейств *Caryophyllaceae* и *Umbelliferae*; очень интересную обработку рода *Euphorbia* L., сделанную Я. И. Прохановым; обработки родов *Rhamnus* L. и *Frangula* Mill., выполненные В. И. Грубовым и ценные потому, что автором их эти роды монографировались полностью, что, несомненно, является редким случаем; прекрасную обработку рода *Tilia* L., принадлежащую В. П. Малееву; превосходные обработки родов *Primula* L. и *Campanula* L., принадлежащие Ан. А. Федорову, а также ряд выдающихся обработок И. А. Линчевского и т. д. Особо необходимо отметить многочисленные обработки, выполненные А. И. Поярковой, которые, помимо исключительной тщательности, стоят на большой принципиальной высоте. Между прочим ей принадлежит весьма ответственная обработка рода *Caragana* Lam., в свое время монографированного Комаровым и главным образом на примере этого рода обосновавшим свой известный «метод рядов». На долю Поярковой выпала почетная задача ревизовать и уточнить эту монографию, установив ряд новых видов, смешивавшихся в свое время Комаровым с другими, а также совершенно заново и иначе, нежели это делал Комаров, сгруппировать виды рода в ряды. Обработки Поярковой были полностью одобрены и санкционированы Комаровым. Из других обработок Поярковой для «Флоры СССР» мы здесь назовем роды *Spiraea* L., *Aruncus* (L.) Adans., *Crataegus* L., *Cotoneaster* Med., *Ribes* L., *Grossularia* Mill., *Acer* L., *Nepeta* L., *Ballota* L., *Lycium* L., *Atropa* L., *Hyoscyamus* L., *Solanum* L.

Все перечисленные, а также и некоторые другие обработки из числа помещенных во «Флоре» особенно способствовали тому впечатлению новизны и свежести, которое не раз отмечалось различными ботаниками. Говорилось также о том, что каждый очередной том «Флоры» ожидается с большим нетерпением; причины этого могли быть различными, но вряд ли мы ошибемся, утверждая, что делавшийся все же большинством авторов упор на выявление «истинных единиц, действительно существующих в природе» (Коржинский) или «основных» (Комаров), т. е. рас, распознание которых особенно важно как для практика, так и для историка флоры, да и для работников других профилей, являлся при этом одним из главных моментов.

Следует все же сугубо подчеркнуть, что, не говоря уже об отмеченном выше пестром составе авторов «Флоры», а также об известном либерализме редакции издания, часто не настаивавшей на более строгом соблюдении принятых установок в отношении объема видовой единицы и подчас даже поощрявшей уклонения от них, еще и достаточно жесткие сроки, предоставлявшиеся составителям, не дали возможности в полной мере осуществить стоявшую перед ними крайне важную задачу сколько-нибудь исчерпывающего выявления расового состава флоры Советского Союза. Здесь советской флористике остается сделать еще очень много. Однако «Флора СССР» несомненно знаменует чрезвычайно крупный сдвиг в этом отношении. Достаточно сравнить хотя бы обработку многих родов дальне-

восточной флоры во «Флоре Маньчжурии» Комарова, впервые поставившего упомянутую задачу перед нашей флористикой, но в названной работе ее далеко не выполнившего, с обработкой тех же родов во «Флоре СССР», чтобы убедиться в наличии этого сдвига. Теоретические взгляды здесь далеко уже не стоят «особняком», подобно тому как это отмечалось Кузнецовым для «Флоры Маньчжурии».

Далее совершенно очевидно, что «Флора СССР» дала сильный толчок к дальнейшему, более углубленному изучению флоры нашего отечества, что доказывают прежде всего начавшие вскоре выходить тома локальных флор разичных его частей, по крайней мере тех из них (т. е. флор), которые выполняются в большей или меньшей степени творчески: украинских, большинства кавказских, некоторых из среднеазиатских, мурманской и т. д., и в которых содержится много дополнений и доработок по сравнению с соответствующими томами «Флоры СССР»; есть в них, безусловно, и обратные примеры — непризнание ряда видов, установленных или принятых во «Флоре СССР». Пожалуй, еще больше, чем в локальных флорах, делается советскими флористами в отношении дальнейшей разработки нашей флоры, согласно принципам комаровской школы, в многочисленных мелких флористических работах, помещаемых в периодических изданиях. Достаточно пересмотреть последние выпуски «Ботанических материалов Гербария Ботанического института АН СССР», вышедших после начала осуществления издания «Флоры СССР», сравнив их с прежде вышедшими томами и выпусками, чтобы оценить все более и более широкий охват отдельных представителей флоры применением соответствующей методики.

Скажем еще несколько слов о том, в какой мере удалось авторам «Флоры СССР» выдержать в ней принцип построения комаровских «рядов». Должно признать, что, несмотря на то что это нововведение, являвшееся здесь совершенно необходимым, в общем выполнено удовлетворительно, во многих случаях оно проводилось мало продуманно и чисто формально. Многие из рядов поэтому явно антифилогенетичны; авторы к тому же сплошь и рядом обходились и вовсе без их построения. Объясняются подобные промахи и срывы главным образом невозможностью безупречного выполнения этой задачи без знакомства с зарубежными видами, а подчас и без полного монографического изучения данных групп. Pro domo sua отметим, что мы, например, вынуждены были воздержаться (по принципу «in dubio abstine») от построения рядов для части рода *Anemone* L. (что было специально отмечено Комаровым в «Учении о виде» — стр. 112) ввиду отсутствия материала по японским представителям данной группы. Для нас неясно, можно ли рассматривать *A. nemorosa* L., *A. altaica* Fisch. и *A. amurensis* (Korsh.) Kom. в качестве представителей одного и того же ряда, как это хотел принять Комаров [*A. altaica* Fisch. занимает между весьма близкими и несомненно викарными *A. nemorosa* L. и *A. amurensis* (Korsh.) Kom. резко обособленное положение и, на самом деле, вероятно, тяготеет к японской *A. pseudo-altaica* Hara].

XV

Как это ясно из изложенного, установки, принятые авторами «Флоры СССР» в вопросе о виде, ни в коей мере не были чем-то новым и неожиданным для советских флористов, подавляющее большинство которых придерживалось их еще задолго до начала выхода в свет первых томов «Флоры». Поэтому эти установки были встречены теми из наших флори-

стов, которые стояли в стороне от авторского коллектива «Флоры СССР», как нечто само собой разумеющееся и по крайней мере на первых порах без особой критики.

Сколько нам известно, в довоенные годы имело место всего только одно выступление, которое хотя было направлено лишь против одного из сотрудников «Флоры», но которое нетрудно было бы, mutatis mutandis, отнести ко многим из них. Мы говорим о рецензии К. А. Фляксбергера (1935) на обработку рода *Triticum* L. во втором томе «Флоры СССР», напечатанной в «Трудах по прикладной ботанике, генетике и селекции». Это выступление представляется нам вполне закономерным, если учесть сказанное выше о характере систематики и номенклатуры, культивировавшемся сотрудниками Всесоюзного института растениеводства. Бóльшая часть весьма пространной рецензии Фляксбергера заполнена мелкими замечаниями фактического и номенклатурного порядка; самые крупные из них — это резкие возражения против восстановления старого линнеевского названия *T. aestivum* L. взамен неприоритетного и мертворожденного *T. vulgare* Vill. и против осуществленной Невским замены, также на основании закона о приоритете, названия *Triticum persicum* Vav. новым названием *T. carthlicum* Nevski. Нужно сказать, что в настоящее время обе эти замены широко утвердились в мировой (за исключением советской агробиологической) литературе.

Для нас, однако, сейчас наиболее важны те замечания по адресу Невского, которые Фляксбергер сделал в связи с обработкой пшениц двузернянок. Фляксбергер писал: «По данным автора (т. е. Невского, — *С. Ю.*) видно, что он встал при обработке полб на точку зрения понимания вида многих исследователей начала прошлого XIX века. . . когда отдельные мелкие формы или сорта ими выделялись как виды. На этом основании он видовое название *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl. относит только к германским формам, тогда как формы или сорта СССР выделяет в отдельные виды. Поэтому он *T. dicoccum farrum* f. *volgense* Flaksb., т. е. белоколосную волжскую полбу, выделяет в отдельный вид — *T. volgense* (Flaksb.) Nevski, а армянскую белоколосную форму — *T. dicoccum farrum* f. *armeniacum* Stol. выделяет в особый вид — *T. armeniacum* (Stol.) Nevski. Таким пониманием видов у рода *Triticum* автор во «Флоре СССР» возвращается более чем на 100 лет назад. Главнейшая заслуга Seringe'a, Metzger'a и др., а в особенности Fr. Körnicke, именно заключается в том, что они, сохранив многочисленные формы и сорта, соединили их в отдельные крупные виды в понимании Линнея (линнеоны)» (цит. соч., стр.9).

В сказанном мы усматриваем явный конфликт между «ашерсоновщиной» и комаровской концепцией вида как расы, приложенной Невским к культурному растению. Невский отвечал на рецензию Фляксбергера особой статьей, блестяще отразив в ней все его нападки. Наличие конфликта, о котором упомянуто выше, Невский подчеркнул с полной определенностью. Он писал (1935, стр. 126), что пшеницы двузернянки (*T. dicoccum* sensu Flaksb.) представляют пример того, «что называют географическими расами (в смысле Веттштейна и В. Л. Комарова) и что подавляющее большинство советских систематиков считает за виды. Таким образом, пшеницы двузернянки представляют собою не один вид, а „видовой ряд“ или серию (series) географических, друг друга замещающих видов». Невский считал, что Фляксбергер сделал ему большой комплимент, доказывая, что он при обработке полб встал на точку зрения систематиков начала прошлого столетия, так как взгляды последних на вид ближе к современным, чем взгляды Кернике и вообще немецкой

школы систематиков с их многоэтажной номенклатурой, которой придерживается и Фляксбергер. Невский отмечал также, что систематики этой школы вовсе не действовали «в духе самого Линнея», нередко различавшего географические расы. Отклоняя упрек Фляксбергера в том, что обработка пшениц во «Флоре СССР», является «отсталой», Невский признавался, что он «скорее склонен пессимистически оценивать пугающую своей громоздкостью систему пшениц, созданную Фр. Кернике в духе немецкой школы систематиков конца прошлого века и переработанную К. Фляксбергером» (там же, стр. 128). В заключение он напомнил крылатые слова Т. Вестергрена, сказанные последним по адресу Ашерсона и Гребнера и приводившиеся нами выше.

Уже после Великой Отечественной войны имело место другое выступление ботаника того же коллектива, к которому принадлежал и Фляксбергер, направленное на этот раз не против какого-либо одного из участников «Флоры СССР», но против всех их, вместе взятых, и даже еще шире — против систематиков вообще. Мы говорим о статье Е. Н. Синской (1949) в журнале «Селекция и семеноводство». В этой статье содержится утверждение, будто бы во «Флоре СССР» «за вид принимается всякая ареальная форма» (притом не делается даже оговорок относительно ее константности!). Трудно себе представить какие-либо абсолютно безареальные формы (т. е., очевидно, существующие лишь в одной точке?), кроме разве индивидуальных или клональных, и Синская, вероятно, имеет в виду все же викарные расы. Однако слабо обозначенные викаристы сплошь и рядом не фигурируют во «Флоре» в качестве отдельных видов, но лишь вскользь упоминаются в примечаниях (см. например, примечания к *Hepatica triloba* Mill., *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Lavatera thuringiaca* L., *Viola hirta* L. и ко множеству других видов), так что неточность утверждения Синской очевидна. Синская умалчивает о том, что для комаровской концепции вида, принятой авторами «Флоры СССР», важно не столько наличие у него особого ареала, сколько приуроченность к определенным условиям существования (напоминаем, что вид занимает, по Комарову, особое место в «экономике природы»). Подобно Коржинскому и зоологам и в противоположность Комарову, Синская стоит за принятие рас в качестве подвидов в тех случаях, когда они контактируют друг с другом и дают так называемые «промежуточные« формы [т. е. «клины», в смысле Гексли (Huxley, 1940)]. Гибридный характер последних она склонна отрицать, привлекая для их истолкования явление пресловутого «расшатывания наследственной природы вида»; этим выражением она в своей статье несомненно злоупотребляет. По ее словам, «картина естественного расшатывания вида. . . очень напоминает картину расщепления гибрида» (Синская, 1949, стр. 21—22). Но соображения ее по этим вопросам приводятся довольно голословно, без документации соответствующих наблюдений в природе и без ссылок на какие-либо эксперименты. Ссылок в работе вообще очень мало — автор цитирует исключительно лишь некоторые работы Т. Д. Лысенко и свои собственные. Эти работы, очевидно, и имеются в виду, когда говорится о том, что «в застоявшуюся, затхлую атмосферу традиционной систематики ворвался свежий ветер» (там же, стр. 20). Об исследованиях Лысенко в области изучения видов и их изменчивости в природе сказано еще, что они «открыли для филогенетики и систематики новую эру» (там же, стр. 24), с чем, разумеется, трудно согласиться.

Вся статья Синской производит тяжелое впечатление своим враждебным по отношению к систематикам и флористам тоном и местами совер-

шенно недопустимыми выражениями демагогического характера, вряд ли достойными того, чтобы фигурировать на страницах советской печати. Поражают в ней (статье) также и непонимание роли гербарного материала при работе в области систематики видов и несправедливые упреки в адрес систематиков, которые якобы «строят свое представление о виде только на основании гербарных экземпляров». Подобные упреки возвращают нас ко временам Шлейдена, которому почти сто лет назад блестяще отвечал по аналогичному поводу А. Н. Бекетов (1860, стр. 1093).

XVI

Третье выступление, прямо обращенное против установок авторов «Флоры СССР» в вопросе о виде, принадлежит зоологу Л. С. Бергу, опубликовавшему в журнале «Природа» (1950) статью, формально связанную с изданием Академией наук СССР русского перевода «Международных правил ботанической номенклатуры» (1949).

Берг приветствовал издание этих правил, в частности за то, что они «признают давно принятый зоологами порядок», который ботаники называют «методом типов» (цит. соч., стр. 31). Берг отмечает, что последний позволяет сохранять привычное название растения даже в том случае, когда под ним первоначально смешивались разные вещи. В качестве примеров он приводит названия линнеевских видов *Betula alba* L. и *Dioscorea sativa* L. Оба эти примера, однако, выбраны крайне неудачно: Берг явно не ознакомился внимательно с «Правилами», ибо в противном случае он убедился бы, что, согласно им, как раз следует отвергнуть употребление обоих упомянутых названий, первого — как попадающего в категорию «nomina ambigua» (ср. статью 62 «Правил»), второго — как типичное «nomen confusum» (статья 64). Неудачна также и концовка статьи Берга, направленная против П. А. Смирнова, якобы неправильно назвавшего установленный им на основе секции *Airagrostis* Griseb. рода *Agrostis* L. новый род *Zingeria* P. Smirn., тогда как, по мнению Берга, статья 70 «Правил» требовала непременно удержать за этим родом название *Airagrostis*; более того, название *Zingeria*, по Бергу, является безусловным синонимом *Airagrostis* и только засоряет ботаническую номенклатуру (там же, стр. 33). Все это, однако, сплошное недоразумение. Родовое название *Zingeria* не может быть безусловным синонимом *Airagrostis* уже потому, что последнее название не родовое, но секционное. «Правила номенклатуры» содержат лишь совет (XXXVI, 2) сохранять названия секций, подродов и т. д. при повышении их до степени рода и т. п., и следование этому совету ни для кого не может считаться обязательным.

Однако центр тяжести статьи Берга лежит не в этих ошибочных замечаниях номенклатурного характера, но в средней ее части, трактующей о «неправильном понимании ботаниками понятия вид», являющейся для нас наиболее интересной. По словам Берга, это — зло, грозящее свести на нет всю ботаническую номенклатуру» (цит. соч. стр. 31). Берг говорит все время о ботаниках вообще, но из приводимых им примеров, заимствованных почти сплошь из «Флоры СССР» (*Tilia* L., *Picea* Dietr., *Carex* L.), видно, что он на самом деле имеет в виду сотрудников этой флоры, руководящихся в своей работе представлениями о виде, воспринятыми от В. Л. Комарова. Берг почему-то при этом не упоминает о Комарове, если не считать, что он приводит приписываемое им Комарову «определение вида», на самом деле Комаровым никогда в такой редакции не дававшееся. Вот это «определение»: «Вид представляет собою множество подобных один

другому организмов, свойства которых наследственны и передаются из поколения в поколение» (там же). На деле это — выхваченная из контекста введения к «Учению о виде» фраза, выражающая лишь одно из многих свойств вида, перечисляемых Комаровым (1940, стр. 9). Если рассматривать эту фразу как определение, то такое определение можно было бы приписать Вильденову или даже Жордану, но никак не Комарову. «На основании этого определения, — пишет Берг, — любую наследственную форму, как бы она ни была близка к соседней, можно описывать как особый вид», — в чем он, безусловно, совершенно прав. «Так ботаники и делают, — прибавляет Берг, — беспрерывно описывая все новые и новые виды», — а это, наоборот, неверно, и из дальнейшего текста видно, что у самого же Берга речь идет не о любых, но лишь о географических наследственных формах.

Пытаясь «исправить и дополнить» приведенное выше определение вида, якобы принадлежащее Комарову, Берг (1950, стр. 32) пишет: «В определение вида должно обязательно входить указание на то, что виду свойствен ряд определенных признаков, всегда отличающий данный вид от близких видов». Но это именно и имел в виду Комаров, когда говорил, например, о морфологической системе в «камчатском афоризме», о котором Берг умалчивает, приписывая Комарову совсем другое, ему не принадлежащее определение вида. Да и на цитированной странице «Учения о виде» несколько раньше упоминается о «системе определенных признаков» как о другом критерии вида. Далее Берг добавляет: «Между двумя видами обязательно должен существовать достаточный перерыв (hiatus). Если это условие не осуществлено, если по диагностическим признакам одна географическая наследственная форма постепенно переходит в другую, то мы имеем дело не с двумя видами, а с видом и подвидом» (там же). Берг поясняет сказанное примером, заимствованным из принадлежащей Комарову обработки рода *Picea* Dietr. во «Флоре СССР»; Комаров привел в ней, в числе прочих видов, *Picea excelsa* Link, *P. fennica* (Rgl.) Kom., *P. obovata* Led. По Бергу, *P. excelsa* есть вид, *P. obovata* — ее подвид, *P. fennica* же представляет собой промежуточную форму, не требующую особого наименования (там же, стр. 32). Истинное значение этой промежуточной формы его ни в какой мере не интересует, а между тем как бы к ней ни относиться, но *P. fennica* есть факт, который должен быть зарегистрирован и изучен.

Берг почему-то считает, что число географических рас (т. е. подвидов) чуть ли не беспредельно и что «в каждом новом местонахождении обитает своя, особая форма растения (и животного)». Он пишет (там же, стр. 31): «Если пока данное положение не доказано для всех видов, это есть следствие нашей плохой способности к различению». Если бы это было так, то тройные наименования, принятые зоологами, к навязыванию которых ботаникам и сводится в конце концов все выступление Берга, в такой же мере грозили бы «свести на нет» всю зоологическую номенклатуру, как и двойные — ботаническую. Выставляя, однако, свое положение, Берг явно выдает за географические расы (число которых отнюдь не безгранично, так как каждая из них обычно соответствует какой-нибудь ботанико-географической области, зоне или хотя бы району) не что иное, как отдельные популяции.

Далее, переходя от ботанических примеров, ему явно чуждых, к зоологическим, Берг пытается показать на примере лисицы и ее подвидов преимущества тройной номенклатуры перед двойной, как якобы отражающей филогенетические взаимоотношения географических форм: «Применяя

эту номенклатуру, мы хотим сказать, что все перечисленные 12 форм есть производные от обыкновенной лисицы, что все они есть географические формы от Vulpes vulpes. Филогения всех лисиц типа V. vulpes становится ясной» (там же).

Мы не компетентны в систематике лисиц, но позволяем себе усомниться в том, чтобы дело обстояло так просто. Во всяком случае в мире растений наряду с примерами распада исходной формы на ряд замещающих известны гораздо более частые случаи более сложных отношений между викаристами. Хорошо известны, в частности, примеры последовательного («цепочкообразного») происхождения отдельных викаристов, а также многочисленные примеры так называемого псевдовикаризма. Даже вышеприведенный, сравнительно простой случай с *Picea* хорошо это иллюстрирует, показывая в то же время, к какой «филогении» приводит применение тройной номенклатуры. По Бергу, как мы видели, *P. excelsa* есть исходная форма, *P. obovata* Led. — ее производное [по-видимому, только потому, что *P. excelsa* Link, которую правильнее называть *P. abies* (L.) Karst., установлена как вид раньше *P. obovata* Led.]; *P. fennica* (Rgl.) Kom. толкуется им, как мы видели, в качестве переходной формы между ними. На самом деле, однако, производить сибирскую *P. obovata* от европейской ели вряд ли есть какие-либо основания (скорее наоборот). В ледниковое время *P. excelsa* пережила максимальное оледенение в двух изолированных рефугиумах в пределах средней Европы и только позднее стала распространяться отсюда на север и на восток (Lindquist, 1948). *P. fennica* поэтому есть гибридогенное новообразование послеледникового времени, возникшее уже после осуществления новейших миграций ели.

Берг (1950, стр. 33) пишет, что «в результате процесса распыления видов не только теряется возможность установить филогению форм, но и крайне затрудняется изучение ботанической географии». Если считать то, что он говорит о наших елях, филогенией их, то потерю возможности ее установления следует, пожалуй, признать большим плюсом принципиально проводимой бинарной номенклатуры, позволяющей придавать отдельным формам «расового» характера любое таксономическое значение и располагать их в таком порядке, в каком это окажется нужным для выражения их действительных отношений. Однако о возможности показать филогенетические отношения форм гораздо лучше, если не быть связанным необходимостью подчинять их в качестве производных единиц той, которая описана раньше других, Берг даже не упоминает, хотя вряд ли ему осталась неизвестной классическая работа Комарова, в которой был изложен «метод рядов».

Отметим кстати, что Берг (1950, стр. 31) сам цитирует (правда, в искаженном виде и без упоминания автора) принадлежащую В. П. Малееву обработку рода *Tilia* L. во «Флоре СССР», представляющую прекрасный пример правильного построения ряда в смысле Комарова. Нам непонятно также, почему бинарная номенклатура «затрудняет изучение ботанической географии».

Знаменательно, что Берг не первый зоолог, выступающий с подобным «наставлением» ботаникам: гораздо более раннее, но совершенно аналогичное выступление принадлежит немцу Гейру фон Швеппенбургу (Geyr von Schweppenburg, 1935). Приходится выразить крайнее сожаление, что Бергу не было известно ни это выступление, ни возникшая в связи с ним полемика на страницах того журнала, в котором опубликована статья Гейра; в противном случае он, возможно, воздержался бы от своего выступления. Гейр вместо ели использовал в упомянутой статье род *Larix*

Mill., сведя все виды лиственниц в один вид *Larix decidua* Mill. с 6 подвидами первого порядка, 4 из которых распадаются на 11 подвидов второго порядка (а всего с 13 подвидами). Подобно Бергу, Гейр полагал, что ботаническая систематика отстала от зоологической, и писал, что первой есть чему поучиться у второй (цит. соч., стр. 6). Гейр ссылался на работу Веттштейна о географо-морфологическом методе, сближая его установки с таковыми зоологов и сожалея о том, что у Веттштейна было мало последователей (там же, стр. 2). Под конец он критиковал Маттфельда, опубликовавшего работу по систематике европейских пихт (Mattfeld, 1925), и предложил свою «систему» их в «зоологическом» духе.

В противоположность работе Гейра, статья Берга, сколько нам известно, вовсе не обсуждалась в печати ботаниками. Мы не думаем, чтобы это было случайным явлением. Номенклатура «зоологического типа», т. е. триномиальная или, реже, квадриномиальная, никогда не имела особого успеха у советских флористов. В свое время ее пробовал применить И. Пачоский в своей «Херсонской флоре» (1914), не найдя, однако, последователей, за исключением разве А. И. Толмачева в его ранней работе по систематике рода *Papaver* L. (Толмачев, 1923); в дальнейших своих работах последний сам отказался от ее применения (впрочем, как увидим, временно). Что же касается выступления Гейра, то оно вызвало у германских ботаников, в частности у Шварца (Schwarz, 1936, 1937), резко отрицательное отношение. Шварц (Schwarz, 1936, S. 5) очень хорошо писал о том, что при более глубоком изучении филогенетических отношений видов «системы», подобные гейровским, оказываются крайне схематичными и неудовлетворительными, давая лишь грубую картину на самом деле гораздо более сложных отношений. Говорил он и об «упрощенческом зоологическом шаблоне», а также о том, что отношения, первоначально квалифицировавшиеся ботаниками в качестве викаризма, на самом деле все чаще и чаще оказываются ложным викаризмом. Заканчивает Шварц свою статью неоспоримым, на наш взгляд, положением, гласящим, что практику (лесоводу и дендрологу) важно знать действительные родственные отношения интродуцируемых иноземных пород к туземным и что систематики не должны предлагать ему во имя якобы его же «удобства» совершенно поверхностную информацию, становясь пособниками все большего и большего распространения весьма неглубокой «псевдонауки» (там же, стр. 6).

Писал Шварц и об особой специфике ботанических объектов, не слишком углубляясь, однако, в эту сторону вопроса. О ней стоит сказать поподробнее.

Густафсон недавно обратил внимание на недопустимость безоговорочного переноса представлений о закономерностях эволюционного процесса, установленных для какого-либо одного объекта, на совсем иной, в частности установленных для эфемерной плодовой мухи Drosophila на высшие растения с их нередко очень большим возрастом (особенно у крупных деревьев) и такими, часто имеющими место феноменами, как вегетативное размножение, полиплоидия и т. д. Для нас несомненно, что и представления о виде или других категориях, выработанные зоологами на своем материале, равно как и принятые ими номенклатурные приемы, нельзя автоматически переносить на ботанические объекты. В самом деле, убеждая ботаников перейти к концепции политипического вида и тройной номенклатуре, зоологи прежде всего игнорируют широкое распространение в мире высших растений явления гибридогенеза, тесно связанного с такими их особенностями, как неподвижный образ жизни, пассивный характер опыления и т. д. Совершенно очевидно, что гибридогенные (ин-

терсериальные, интерсекционные и т. п.) виды нарушают картины строгого географического замещения близких друг к другу видов.

Недавно мы писали (Флора СССР, т. XXII, 1955, стр. 558), что не кто иной, как Веттштейн, автор географо-морфологического метода, совсем не справился с задачей расположения видов рода *Euphrasia* L., который он монографировал, в ряды замещающих видов (или, по его терминологии, подвидов в виды), что составляет как раз сущность его метода. Не сомневаемся, что выполнение этой задачи в особенности затрудняется наличием хорошо выдержанных в своих признаках, но явно гибридогенных видов, которыми изобилует данный род и которые все время затемняют картину, встречаясь бок о бок (т. е. «симпатрически», по терминологии зоологов) с крайне близкими к ним исходными формами, с которыми они, однако, не могут быть соединены в один вид подобно викаристам. Совершенно такие же трудности представляет множество других родов, из которых назовем здесь хотя бы род *Potentilla* L., где роль гибридогенеза в видообразовании особенно велика и ясна. Напомним также о широком распространении у растений полиплоидии и о связанной с этим явлением, в силу несовместимости, изоляции ближайших друг другу филогенетически, но совместно встречающихся форм.

Но еще более очевидна неприемлемость в ботанической систематике практикуемых зоологами приемов, если обратиться к родам с широким распространением явлений апомиксиса — *Rubus* L., *Alchemilla* L. и др. Систематики, работающие с подобными родами, давно пришли к единодушному мнению, что только бинарная номенклатура, прилагаемая к каждой апомиктической форме, является здесь рациональным исследовательским приемом. Нетрудно представить, какой произвол и формализм стал бы господствовать в систематике, скажем, ежевик, если бы мы попытались последовательно провести здесь триномиальную номенклатуру!

Были попытки лишь частичного применения триномиальной номенклатуры у высших растений, там только, где это возможно и где мы имеем картины более или менее сходные с теми, которые преобладают в животном царстве, т. е. с картинами строго выдержанного регионального (и локального) викаризма. Так поступают, например, северные (скандинавские) флористы, и мы видим в их работах своеобразный «разнобой». В. Л. Комаров (1940, стр. 128) в свое время шутил, говоря, что «флора Швеции состоит из 1100 видов сосудистых растений и 1500 видов *Hieracium*». Однако он не упомянул при этом о еще более курьезном моменте, а именно о том, что шведы, охотно признавая за самостоятельные виды сотни и тысячи описанных с их территории одуванчиков и ястребинок несомненно весьма молодого возраста, различаемых с большим трудом даже специалистами по этим родам и чаще узколокализованных географически, в то же время упорно не хотят признать за отдельный вид уже упоминавшуюся *Picea obovata* Led. — ландшафтную на громадной территории и весьма древнюю древесную породу, в чем они вполне солидарны с Бергом. Теоретическое обоснование такого modus agendi, нам представляющееся совершенно формальным, дано в особой статье Дю Рие (Du Rietz, 1930); оно сводится к существованию пресловутых «промежуточных форм», указывающих на возможность «обмена генами» между викаристами и к отсутствию подобных форм и возможностей у апомиктов.

Заканчивая разбор статьи Берга, с удовлетворением отметим, что в последнее время и сами зоологи стали сомневаться в возможности применения к растениям концепции вида, принятой ими для животных, ввиду существования между теми и другими весьма важных отличительных

свойств биологического характера. Говоря об этих свойствах, один из крупнейших современных зоологов-теоретиков Майр упоминает как о широком распространении у растений явления гибридогенеза и, в особенности, явления симпатрических «скоплений гибридов» (hybrid swarms — «гибридных циклов» Комарова!), так и о явлениях апомиксиса и полиплоидии, а также о существовании «жорданонов», не имеющих точного аналога у животных (Майр, 1947, стр. 196). Еще более отрадным нам представляется то обстоятельство, что, как оказывается, и по отношению к объектам своих исследований зоологи не единодушны. Наряду с большинством их, придерживающимся концепции политипического вида и тройной номенклатуры, существует меньшинство, одним из представителей которого является американский зоолог Кинси. Он, например, писал, что, называя видом «основную» систематическую единицу, мы избегнем путаницы и что в природе нет подразделений этой единицы, сохраняющихся сколько-нибудь длительное время и на сколько-нибудь обширном ареале. Эта единица, продолжает Кинси, известная среди систематиков под различными наименованиями (вид, подвид, разновидность, раса, географическая раса), непосредственно связана с вопросом о происхождении видов и есть нечто реально существующее, и ее часто и имеют в виду несистематики, когда говорят о виде. Применяя же термин «вид» к категориям, стоящим выше «основной» единицы, систематики часто запутывают обсуждение эволюционных вопросов (Kinsey, 1937; цит. по Майру, 1947, стр. 189—190).

Как видим, точка зрения Кинси весьма близка к комаровской, отличаясь, впрочем, тем, что Кинси не говорит о необходимости учитывать динамику видов и не знает, по-видимому, о «методе рядов». Но даже, несмотря на такой крупный пробел, Майр не прав, когда отождествляет эту точку зрения с линнеевской и выдает ее за «морфологическую концепцию вида». С гораздо бо́льшим основанием можно признать за последнюю именно политипическую концепцию вида. Майр сам пишет, что для описания вида (в его смысле) достаточно исследовать единственный экземпляр или даже какую-нибудь одну часть его, самостоятельность же подвида может быть доказана только путем тщательного сравнения или биометрического анализа большой серии особей (там же, стр. 174).

Ввиду существования и среди зоологов мнений, подобных вышецитированному мнению Кинси, становится уже совсем спорным, которую из двух соперничающих концепций вида следует считать прогрессивной. Отметим кстати, что зоологи, берущие на себя, подобно Гейру и Бергу, задачу убедить ботаников в преимуществах своей концепции, забывают о том, что последним она хорошо знакома и одно время даже пользовалась у них (в весьма близкой форме) значительным успехом (ср. выше раздел, посвященный взглядам С. И. Коржинского). В нашей стране она, однако, была в конце концов отвергнута (после работ В. Л. Комарова), так как представляла для советских флористов уже пройденный этап. Поэтому создавшееся у зоологов мнение о том, что у ботаников по сравнению с ними наблюдается какое-то «отставание», совершенно ошибочно.

XVII

Следующим критическим выступлением в советской научной печати, направленным против принятой большинством авторов «Флоры СССР» концепции вида, было выступление В. П. Бочанцева и С. Ю. Липшица в «Ботаническом журнале» (1955).

Если К. Д. Фляксбергер и Е. Н. Синская — систематики культурных растений и представители совсем иной школы ботаников, нежели большинство авторов «Флоры СССР», а Л. С. Берг — зоолог, сжившийся с совсем иными взглядами на вид и номенклатурными приемами, то в лице Бочанцева и Липшица мы впервые встречаем советских флористов, вошедших недавно в состав сотрудников «Флоры СССР», но выступивших в печати с заявлением о своем принципиальном «неприятии» и с критикой установок, утвержденных первоначальным коллективом авторов этой флоры.

Естественно поэтому, что их выступление привлекло к себе совершенно особое внимание ботанической общественности. Недавно на него последовал прекрасный ответ украинского ботаника Е. Н. Кондратюка (1957), настолько, вероятно, еще свежий в памяти читателей, что мы не склонны повторять здесь приведенные им доводы и ограничимся лишь кратким изложением сущности выступления двух названных авторов и лишь немногими дополнениями к статье Кондратюка.

Совершенно так же, как и Берг в его разобранной выше статье, Бочанцев и Липшиц фактически умолчали о главном адресате своей критики, не подвергая обсуждению ни прежних работ Комарова, ни «установочного» редакционного предисловия во «Флоре СССР». Они a limine начинают свою статью с неверного утверждения, будто бы существо затрагиваемого ими вопроса об объеме вида сводится к признанию одного из двух положений: 1) вид — элементарная низшая таксономическая единица, «мелкий вид», или «жорданон»; 2) вид есть «крупный вид», или «линнеон», распадающийся на подвиды или географические расы (Бочанцев и Липшиц, 1955, стр. 542).

Как видим, здесь нет никакого упоминания о наиболее распространенной среди советских флористов точке зрения, берущей начало в работах Комарова и принятой многими русскими и большинством советских флористов, согласно которой раса в смысле Коржинского и Комарова, независимо от ее возраста, объема и морфологической значимости, трактуется как вид; комаровская концепция вида оказывается поэтому сразу как бы выброшенной за борт.

Вместе с тем фактическое положение вещей крайне затемняется в статье Бочанцева и Липшица совершенно неправильным истолкованием ставших популярными терминов «жорданон» и «линнеон». Всякому, знакомому с классической работой Жордана (Jordan, 1873), хорошо известно, что для форм, которые позднее получили наименование «жорданоны», он выдвигал в качестве основных их особенностей следующие четыре: 1) они слагают к а ж д ы й из так называемых «линнеевских видов» (цит. соч., стр. 4—6); 2) будучи крайне близкими между собой (Жордан называл свои виды «espèces affines»), они растут обычно помногу вместе, так сказать, «социально» (en société) (там же, стр. 4); 3) они оказываются константными в культуре (там же, стр. 13); 4) они показывают, наконец, характерное географическое распространение: максимальное их число приурочено к центру ареала того линнеевского вида, в состав которого они входят, к периферии же его число это убывает (там же, стр. 8).

Лотси, которому принадлежит термин «жорданон», понимал под ним совершенно правильно именно тот самый феномен, который был открыт Жорданом и который оба они противопоставили «линнеевскому виду»; для последнего Лотси предложил термин «линнеон». Лотси отмечал, что, в противоположность линнеону, являющемуся чисто морфологическим понятием, для установления жорданона недостаточно одного лишь

сличения морфологических признаков: необходимо доказать экспериментально, что они передаются по наследству. Лотси подчеркивал также, что, как показали исследования, жордановы в пределах линнеона слабо отграничены друг от друга в тех случаях, когда они свободно скрещиваются между собой; наоборот, они лучше всего выражены, если размножаются апомиктически (Lotsy, 1916, p. 96—97). Наиболее типичные жордановы принадлежат, однако, к самоопылителям (*Erophila*), приближаясь поэтому к так называемым «чистым линиям».

Таким образом, и Жордан под своими «espèces affines», и Лотси под именем «жордановы» разумели явление, ничего общего не имеющее с географическими видами или расами. Напротив, Лотси с совершенной ясностью выставлял в качестве одной из причин, нередко препятствующих скрещиванию линнеонов, пространственную изоляцию их и, следовательно, рассматривал географические виды или расы как частный случай линнеонов, что хорошо координируется с признанием таких форм за виды самим Линнеем (Lotsy, 1916, p. 97). Никому из наших флористов не приходило в голову сознательно описывать, подобно Жордану, в качестве особых видов всякую оказавшуюся константной в культуре форму, т. е. подлинные жордановы, а тем более гомозиготные чистые линии, т. е. «настоящие виды» в понимании самого Лотси; только оба эти автора и их сторонники и могли бы претендовать на звание «апологетов мелкого вида», с такою легкостью, но совершенно ошибочно прилагаемое Бочанцевым и Липшицем к сторонникам взглядов В. Л. Комарова.

Отметим, что в подобную ошибку, касающуюся истолкования термина «жорданон», впадал М. Г. Попов в своих последних работах, из которых она, вероятно, и перекочевала в статью Бочанцева и Липшица.

По мнению этих авторов, существуют две категории «мелких видов». Одни из них, несмотря на сложность их распознавания, доступного якобы только для специалиста по данной группе растений, «все же зачастую отражают объективные закономерности природы» и «необходимо только пересмотреть вопрос об их таксономическом ранге; по-видимому, большинство из них в дальнейшем следует квалифицировать как подвиды» (Бочанцев и Липшиц, 1955, стр. 543). Из того, что говорится авторами о подобных «мелких видах», явствует, что здесь имеются в виду отчасти апомиктические виды, в особенности же — географические расы. Другая категория «мелких видов» отражает «чисто субъективные представления их авторов о природе вида». Таких видов можно, по словам Бочанцева и Липшица, «натворить до бесконечности много»; в недопустимо резких выражениях они призывают «объявить решительную борьбу» такому «видотворчеству». Бочанцев и Липшиц приводят целые списки родов, в которых устанавливались «мелкие виды» как первой, так и второй категорий, и даже упоминают некоторых из авторов, повинных в этом установлении. К сожалению, из статьи Бочанцева и Липшица все же совсем неясно, в чем принципиальные отличия между «мелкими видами» первой и второй категорий, так как ни одного конкретного примера тех и других они не приводят и не разбирают, и не известно, например, чем хуже виды *Trapa* L., установленные В. Н. Васильевым, видов *Calligonum* L., установленных Н. В. Павловым, или виды *Polemonium* L., установленные также В. Н. Васильевым (и М. В. Клоковым), видов *Ferula* L., установленных Е. П. Коровиным (роды *Trapa* L. и *Polemonium* L. называются в числе таких, в которых описаны «мелкие виды» второй категории, мелкие же виды из состава родов *Calligonum* L. и *Ferula* L. принимаются за виды первой из категорий, различаемых Бочанцевым и Липшицем).

Во всяком случае нам представляется, что авторы соответствующих обработок придерживались одинаковой точки зрения на объеме вида и применяли в своей работе одну и ту же методику.

В качестве образцов для подражания Бочанцев и Липшиц выставляют носителей «здоровых творческих традиций нашей отечественной систематики — плеяду славных русских ботаников-систематиков», называя при этом следующие имена: К. И. Максимовича, С. И. Коржинского, Д. И. Литвинова, В. Л. Комарова, Н. С. Турчанинова, Г. С. Карелина, И. П. Кириллова, П. Н. Крылова, В. И. Липского. Мы прибавили бы к ним еще имена М. Биберштейна, Ф. Фишера, К. А. Мейера, Х. Стевена, В. М. Черняева, Ф. И. Рупрехта и обратили бы внимание на то, что почти все они (кроме разве Коржинского) описывали в качестве самостоятельных видов и с применением бинарной номенклатуры географические расы и подобные им единицы, подчас трудно различимые (т. е. типичные «мелкие виды» или «жорданоны» по неправильной терминологии Бочанцева и Липшица); многие из этих видов не были поняты и приняты последующими авторами, попали в синонимы и были основательно забыты. Таксономически такие виды ничем не отличаются от тех единиц, выделение которых ставится в вину современным советским флористам.

Известно, что редакция «Флоры СССР» определяет процент установленных в ней новых видов цифрой 10. К сожалению, до сих пор не вычислялся процент реставрированных и вообще вновь признанных авторами этой флоры видов, в свое время устанавливавшихся классиками русской флористики, частично перечисленных Бочанцевым и Липшицем.[1] Последние, видимо, не сознают того, что, чтобы быть последовательными, им придется «не признавать» и все подобные виды, настаивая на новом обращении науки вспять.

Знаменательно, что из современных советских флористов Бочанцев и Липшиц приводят только одного автора, удовлетворяющего их в отношении понимания объема видовой категории — В. И. Грубова, обработавшего для «Флоры СССР» род *Valeriana* и фактически выступившего в печати несколько позже их (Грубов, 1955а, 1955б); всех остальных из советских флористов, называемых ими поименно или путем упоминания их обработок, они критикуют (в том числе и самих себя). Что же касается Грубова, который якобы «убедительно доказал несостоятельность попыток разделить *Valeriana officinalis* L. на десятки самостоятельных „видов“ и свел все 50 „видов“, на которые она раздроблена на территории СССР, опять в один вид», то ссылка на него, нужно сказать, только дискредитирует наших авторов. Мы сошлемся на упомянутую статью Кондратюка, в которой говорится, что те из «несуществующих», по мнению Грубова, видов валериан, которые испытывались сотрудниками Института ботаники АН УССР, морфологически хорошо и легко различались, притом даже колхозницами-полольщицами в тех колхозах Киевской области, где культура лекарственной валерианы широко практикуется. Точное различение этих видов оказалось весьма важным, так как они имеют различную фенологию и при повидовом

---

[1] Лично мы восстановили во «Флоре СССР» следующие, не признававшиеся или забытые виды тех из наших классиков, которые были упомянуты Бочанцевым и Липшицем: *Anemone aconitifolia* Turcz. (переименована нами в *A. calva* Juz. из-за гомонимии), *Potentilla imbricata* Kar. et Kir., *P. inquinans* Turcz., *P. conferta* Bge., *P. amurensis* Maxim., *P. holopetala* Turcz., *Sibbaldia macrophylla* Turcz. (in sched.), *Linum pallescens* Bge., *L. violascens* Bge., *Viola brachysepala* Maxim., *V. repens* Turcz., *V. ircutiana* Turcz., *V. tianschanica* Maxim.; *Scutellaria Sieversii* Bge. и др.

чистом посеве дают относительную одновременность созревания семян и возможность без потерь убрать семена с применением механизированной уборки (Кондратюк, 1957, стр. 246). Без сомнения, подобная проверка и принятие этих видов практикой имеют решающее значение.

Бочанцев и Липшиц критикуют большинство определений понятия «вид», «имеющих хождение в нашей стране»; из них они приводят «камчатский афоризм» Комарова, о котором было говорено и который, как мы видели, его автором отнюдь не выдавался за определение вида, а также фразу, выдаваемую ими за наше определение вида. На самом деле эта последняя фраза («вид— это низшая таксономическая единица, соответствующая подвиду или расе многих авторов»), разумеется, также не являлась его определением; в первой своей части она притом повторяет известное положение Роменса, а во второй — не менее известное положение Комарова из «Флоры Маньчжурии». Между тем в цитированном Бочанцевым и Липшицем месте нашей работы (Юзепчук, 1932, стр. 8) действительно содержится абзац, который при желании может рассматриваться как определение вида, но от его воспроизведения авторы как раз воздержались.

Почему-то они усиленно стараются представить дело так, будто бы Комаров в своем определении вида отдает лишь «известную дань времени», сам же никогда не был крайним сторонником идеи «мелких видов». Мы видели, что Комаров не только не отдавал никакой «дани времени», но поступал наоборот, наперекор ему и действовал вполне оригинально. Своего понимания вида он придерживался от первых своих выступлений до последних обработок во «Флоре СССР». «Мелкие» же виды Комаров видел и различал там, где они есть (хотя и допускал подчас, как мы отмечали, в этом отношении отдельные ошибки), и не видел их там, где их нет; к тому же стремятся и его ученики. Нам непонятно старание Бочанцева и Липшица затушевать истинную роль Комарова в развитии взглядов советских флористов на вид, как бы скрыть от читателей его подлинную точку зрения, с достаточной полнотой и вполне объективно изложенную нами выше, и вообще игнорировать всю историю вопроса, в результате чего современные советские флористы выставлены ими в качестве каких-то «Иванов, не помнящих родства».

После сказанного авторами на второй странице статьи о необходимости пересмотра ранга различаемых таксономических единиц казалось бы логичным ожидать, что выступление Бочанцева и Липшица сведется к требованию «ревизионизма» по отношению к установкам Комарова в вопросе о виде, принятым к руководству авторами «Флоры СССР», и введения тройной номенклатуры в духе Коржинского или зоологов. На самом деле, однако, выдвигаемое ими «конструктивное» предложение сформулировано как «возвращение к крупному виду во всех флористических работах», причем «бинарная номенклатура должна остаться основным способом наименования растений», триномиал же, употребляемый для обозначения подвидов, должен иметь «сравнительно узкое применение» в исследованиях, касающихся разработки вопросов видообразования и деталей ботанической географии, и, следовательно, различение тех единиц, которые Комаров считал основными единицами работы систематика и флориста, должно от них перейти в руки генетиков и ботанико-географов. Вряд ли найдется в нашей стране много флористов и систематиков, которые согласятся с такой перспективой, и «вряд ли подобные мероприятия могут способствовать прогрессивному развитию советской систематики» (Кондратюк, 1957, стр. 247).

Что касается основного критерия «крупного вида», который (вид), по словам автора, «понятен всем специалистам» и представляет «основную таксономическую единицу, пригодную для всеобщего употребления», то в качестве такового Бочанцев и Липшиц выдвигают «морфологические отличия, четко выраженные в самом облике растения даже при поверхностном исследовании его невооруженным глазом». Как мы видели, этот же критерий выдвигался еще в додарвиновской систематике (M. Willkomm); снова встретиться с ним в статье современных авторов является несколько неожиданным. Вообще же, по выражению Кондратюка (там же), «новые (на самом деле весьма старые) взгляды на объем вида, проповедуемые Бочанцевым, Липшицем и другими, сводятся к отрицанию не подлежащего, однако, сомнению, реального существования географических рас. . . в природе и к произвольному установлению „линнеонов" не в качестве сборных единиц, а в каком-то другом качестве, непонятном, по-видимому, и самим авторам». Добавим, что в основном их выступления являются, как мы себе это мыслим, попыткой вернуться к представлению о виде как о «всегда равном самому себе», обреченной и на этот раз остаться бесплодной.

XVIII

Несмотря на указанные недостатки статьи Бочанцева и Липшица, она была сочувственно встречена рядом лиц, некоторые из которых поспешили заявить об этом в печати. Так, например, под сильное влияние этой статьи подпал А. И. Толмачев, выступивший с публикацией в связи с проектируемым изданием флоры Советской Арктики («Арктическая флора СССР»); одна из глав этой работы (IV) посвящена вопросу о виде (Толмачев, 1956, стр. 791—795).

Почему-то Толмачеву «кажется», что узкая трактовка категории «species», принятая во «Флоре СССР», «была исторически оправдана на определенном этапе работы», теперь же, в «Арктической флоре СССР», она должна быть изменена. Это утверждение нам непонятно, так как совершенно неясно, что же изменилось в вопросе о виде или в методике флористических исследований с тех пор, как стали выходить первые томы «Флоры СССР». Далее Толмачев, частично повторяя аргументы Бочанцева и Липшица, говорит о расхождении интересов «систематиков», с одной стороны, и «практиков», теряющих возможность доводить свои определения «с точностью до вида» и сталкивающихся «с практической невозможностью последовательно пользоваться предлагаемыми (систематиками) обозначениями вида», с другой. Мы не знаем, что потеряют те «практики», которые не заинтересованы в точном определении объекта, в случае если они станут доходить в своем определении, например, лишь до родового определения «*Larix* sp.», а не до вида «*Larix decidua* L.», поскольку тот объем, который хочет этому виду придать принципиальный сторонник «политипических» видов Гейр, совпадает с объемом рода *Larix*, или, скажем, до определения «*Euphrasia* sp. из секции *Semicalcaratae*» вместо «*Euphrasia officinalis* L.», так как эти понятия также равнозначны. Толмачев осуждает «тенденцию к параллельному развитию двух систематик»: предельно детализированной «систематики для систематиков» и нарочито огрубленной «систематики для практиков». Само собой разумеется такой тенденции ни у кого нет, но есть и должна быть тенденция отличать науку от популяризации науки даже в тех случаях, когда последняя не подменена простой вульгаризацией.

Толмачев пишет также, что «на страницах „Флоры СССР“, в противовес дарвиновскому представлению о виде как о совокупности особей, достигшей в ходе своего развития определенной степени обособленности и тем самым качественно отличной от разновидности (разрядка наша, — *С. Ю.*). . . нашел применение принцип Роменса, отражаемый формулой: „Вид есть низшая систематическая единица“». Здесь Толмачев делает сноску, в которой пишет, что этот принцип не дарвиновский и что противоположное утверждение «остается всецело на совести тех авторов, которые это утверждают» (Толмачев, 1956, стр. 794). Полагаем, что как раз делаемое Толмачевым утверждение, будто представление о виде как о качественно отличном от разновидности является «дарвиновским», на самом деле не соответствует действительности и «всецело лежит на совести» Толмачева. Наоборот, приводимая им «формула» хотя и не принадлежит Дарвину, но ничем не противоречит дарвиновской концепции вида. Как мы уже писали, дарвиновская «разновидность», т. е. низшая из признававшихся им систематических единиц, отнюдь не соответствовала линнеевской «разновидности», но скорее как раз «расе» в смысле Комарова или, точнее, «молодому виду», и Дарвин с полным основанием высказался поэтому в пользу признания в будущем разновидностей за виды. Вместе с тем он признавал, что индивидуальные вариации, столь важные для его теории, не интересны для систематиков, а следовательно, не считал их «систематическими единицами».

Несмотря на сходство отправных точек, статья Толмачева находится в полном противоречии со статьей Бочанцева и Липшица в отношении делаемых выводов. Безусловно, она также сводится (и опять-таки в замаскированном виде) к признанию необходимости «ревизии» комаровской концепции вида; однако подсказываемое Толмачевым решение проблемы иное: он стоит не за крупный вид с бинарной номенклатурой и игнорированием «рас», но за политипический вид с принятием рас за «подвиды», как у зоологов,[1] плюс еще «внутривидовая систематика» с «разновидностями» и «формами». Другими словами — назад к «ашерсоновщине»!

После всего, что о последней было написано и сказано, такое решение нельзя не признать неожиданным. Ссылаясь на авторитет В. Н. Сукачева, Толмачев (1956, стр. 794) пишет: «. . .вошедшее в практику наших работ узкое представление о виде и пренебрежительное отношение к „внутривидовой систематике“ приводя, с одной стороны, к переоценке некоторых деталей строения растений, как якобы видовых различий, приводит, с другой стороны, к очевидной недооценке разнообразнейших явлений изменчивости, всего того, что не может игнорироваться систематиком, придерживающимся более широкого представления о виде, как системе не вполне однотипных популяций. . .». Ошибочно думать, что любой квалифицированный систематик, независимо от его точки зрения на объем вида, может безнаказанно «недооценивать разнообразнейшие явления изменчивости» или даже их «игнорировать». Поступая так, он прежде всего потеряет возможность правильно определять растения, так как трудности, встающие при определении всяких, а тем более «мелких видов» (близких рас, апогамных видов и т. п.), о которых пишут Бочанцев и Липшиц, обычно возникают именно в тех случаях, когда ботаники забывают, что для безукоризненного распозна-

[1] В своей статье (стр. 792) Толмачев особо подчеркивает, что различие в трактовке вида у ботаников и зоологов не обусловлено различиями в специфике самого природного явления в растительном и животном мире, с чем невозможно согласиться.

вания видов необходимо досконально изучить всю гамму возможных их изменений, как модификационных, так и биотипических и даже сезонных. Но это обстоятельство нисколько не лишает справедливости то, что «ашерсоновщина» псевдонаучна и отошла в прошлое, что это всецело признают как зоологи (см. Майр, 1947, стр. 170—171), так и генетики и в особенности представители тесно связанной с генетикой «экспериментальной» или «новой» систематики (см. Huxley, 1940, p. 37—38, а также Hinton, Turrill a. oth., 1939). Регистрация и наименование (с применением «латинской кухни») модификаций и индивидуальных форм, которые при желании можно описывать миллионами, есть, конечно, ненужная игра; изучая же отдельные (локальные)популяции, что, нужно сказать, гораздо важнее, исследователи обходятся без каких-либо их наименований именно в силу того, что они (популяции) обычно «не вполне однотипны» — даже «внутри себя» и к тому же не повторимы и текучи.

XIX

Нам остается сказать еще несколько слов о критике принятых во «Флоре СССР» установок, доходящей до нас из-за рубежа. Нужно прежде всего отметить, что оригинального изложения комаровской концепции вида в сколько-нибудь развернутой форме на иностранных языках (кроме японского), по-видимому, не существует. Сказать, однако, что идеи, высказывавшиеся по данному вопросу В. Л. Комаровым, совершенно чужды западным авторам, разумеется, нельзя. Прежде всего двое из его «предшественников», Кернер и Веттштейн, во многом весьма близко подходили к тому, что после них было значительно детальнее и в другом освещении развито Комаровым; труды их всем хорошо известны. Правда, их взгляды и предложения не имели на Западе такого недвусмысленного успеха и не встретили такого повсеместного признания, как учение Комарова в нашей стране. Однако и Кернер, и Веттштейн оказали весьма большое влияние на работы флористов, в особенности в странах, входивших прежде в состав Австро-Венгерской империи. Возвращение к монотипической концепции вида и объединение видов в группы, близкие к комаровским рядам, конструируемые притом с помощью таких же приемов, какие были рекомендованы Комаровым, можно усмотреть у весьма многих западноевропейских авторов. Внешне к нему весьма близко подошли также и некоторые североамериканские авторы, в частности Ридберг; по сути дела он, однако, достаточно далек от Комарова и советских авторов, мало пользуясь в своей работе географическим методом и нередко более приближаясь к Жордану. Подобное же, чисто внешнее сходство с обработками авторов «Флоры СССР» достигается и механическим отсеканием оставшихся неразъясненными подчиненных виду форм, о чем недавно писал М. В. Клоков (1955, стр 275), характеризуя обработку рода *Polemonium* L., выполненную Давидсоном.

Сознательно и уже давно приняли комаровскую концепцию вида японские авторы, хорошо знакомые с «Флорой Маньчжурии» Комарова, в свое время переведенной на японский язык.

Уже после Великой Отечественной войны вышла замечательная монография рода *Sesleria* Scop., принадлежащая перу чешского ботаника Дейля (Deyl, 1946). Знакомясь с ней, трудно отделаться от впечатления, что автор ее должен был хорошо изучить труды Комарова, которого он, однако, ни разу не цитирует, комаровские же «ряды» заменяет новым термином «turma».

Все эти обстоятельства неизбежно вели к тому, что обработки во «Флоре СССР», в которых проведена комаровская концепция вида, никого на западе особенно не поразили; и все же эта особенность нашей «Флоры» привлекла к себе определенное внимание многих ботаников. Объясняется это в первую очередь тем, что политипическая концепция вида по-прежнему еще господствует в работах западных флористов; в частности, она принята большинством скандинавских авторов, правда, в умеренной форме. В Германии еще далеко не изжита «ашерсоновщина», хотя здесь недавно и имело место сильное выступление против нее, принадлежащее Ротмалеру (Rothmaler, 1952, S. 5). То же следует сказать о Швейцарии и Франции. В Соединенных Штатах, вследствие некоторой реакции против «перегибов» Ридберга, политипическая концепция в последнее время также достаточно утвердилась в работах ряда ведущих флористов и систематиков (Ферналд, Редер, отчасти Порсилд и др.). Поэтому вполне естественно, что против трактовки вида во «Флоре СССР» раздавались голоса и за рубежом, правда немногочисленные и облеченные во вполне корректную форму. Ограничимся здесь приведением лишь двух соответствующих высказываний.

Несколько критически, но не отрицательно отнесся к упомянутой трактовке видовой категории У. Стирн (Stearn, 1944) в «луковом» номере журнала «Heribertia». Отметив особенности принятого во «Флоре СССР» направления («policy»), приводящего к признанию за самостоятельные виды форм, признаваемых другими авторами лишь за подвиды или разновидности, Стирн указал на неудобство его для статистического сравнения флоры различных районов страны: в одних эти дробные единицы изучены, в других — нет. Стирн, впрочем, отмечает, что это неудобство имеет лишь временный характер. Вместе с тем он считает такую трактовку систематических единиц полезной в том отношении, что она сразу указывает на особо богатые районы, откуда может черпать нужный ему материал практик.

Значительно более развернуто соответствующее выступление известного шведского флориста Э. Гультена. Гультен (Hultén, 1951) напечатал подробную рецензию на первые 14 томов «Флоры СССР», дающую довольно разностороннюю ее характеристику и содержащую в общем благожелательную критику. Есть в ней абзацы, посвященные трактовке вида во «Флоре». Гультен — принципиальный (хотя и не вполне последовательный) сторонник политипической концепции вида, и это заметно отразилось на его рецензии. Он указывает, что виды во «Флоре» брались в их «наименьшем научном объеме и в наиболее дробном понимании», что, безусловно, не точно, но что отражает отмеченные нами выше неудачные формулировки, проникшие в предисловие к первому тому «Флоры». Далее он пишет, что соответствующее постановление об объеме вида сняло большое бремя с сотрудников «Флоры», так как «они не должны заботиться об определении степени родства» между отдельными типами, трактуя их как отдельные единицы. Это и верно и неверно. «Определение степени родства» — задача крайне нелегкая, а подчас неразрешимая, что Гультену хорошо известно, и выполнения ее, действительно, никто не требует от сотрудников «Флоры». Впрочем, Гультен под выяснением степени родства явно подразумевает, подобно Гейру и Бергу, чисто субъективистское построение «иерархических лестниц» из различаемых единиц. Сказать, однако, что «каждый тип должен обрабатываться как отдельная единица», Гультен мог только, проглядев положение Комарова о необходимости построения «рядов», имеющееся в предисловии.

Весьма примечательно констатирование Гультеном того факта, что «аналитические тенденции», проводимые во «Флоре», «становятся, по-видимому, господствующими и в других странах». Оно подтверждает справедливость утверждения Комарова, взятого эпиграфом к настоящей статье. Гультен приводит некоторые примеры необычайного, по его мнению, дробления видов, явившегося следствием принятия во «Флоре» соответствующей концепции вида. Некоторые из примеров неудачны. Так, Гультен склонен, по-видимому, объяснить большое число видов *Astragalus* L., *Allium* L. и *Gagea* Salisb., описанных во «Флоре», результатом чересчур дробной трактовки видовой единицы, что вряд ли справедливо. Более основателен, может быть, скрытый упрек, обращенный Гультеном в сторону авторов, обработавших роды *Heleocharis* R. Br. и *Empetrum* L., хотя справедливость этого упрека им и не доказывается. Вполне обосновано удивление, высказанное по поводу того, что, приняв соответствующую концепцию вида, авторы «Флоры» установили в 14 томах всего лишь 780 новых видов; по мнению Гультена, их должно бы быть гораздо больше. Но он сейчас же нашел и главное объяснение этого факта — разные точки зрения авторов «Флоры» на вид и различную степень их подготовленности к работе, о чем уже говорилось.

Вот и все, известные нам, критические выступления западных авторов, в которых идет речь о принятой во «Флоре СССР» концепции вида в общей форме.

Однако в работах этих исследователей то и дело встречается критика некоторых отдельных обработок, выполненных для «Флоры СССР», с указанием, что авторы их завышают ранг принимаемых единиц. Не имея намерения собрать все такие указания, остановимся в качестве примеров лишь на некоторых. Тот же Гультен в другой своей, более ранней работе с осуждением отмечал, что мы лично постоянно трактуем географические расы как виды, а не подвиды (Hultén, 1943, p. 735); Гультен сделал даже для обработанных нами родов *Anemone* L. и *Dryas* L. большое количество новых (тройных) номенклатурных «комбинаций» (там же, стр. 736; Hultén, 1945, p. 1046, 1047, 1050). В то же время о том, что принятая нами концепция вида соответствует общим установкам «Флоры», он почему-то не упомянул. Здесь уместно указать, что Гультену неоднократно случалось описывать в качестве видов (и с бинарными названиями) гораздо более слабо обозначенные географические расы. Таковы, например, *Potentilla Chamissonis* Hult., замещающая в пределах Скандинавии уральскую *P. Kuznetsovii* (Govor.) Juz., совершенно напрасно отождествленную Гультеном с североамериканской *P. Hookeriana* Lehm., *Viola kamtschadalorum* W. Bckr. et Hult., весьма близкая к *V. Langsdorffii* Fisch. и к *V. ursina* Kom. и отличающаяся от них главным образом габитуально, и др. Как видим, аналитическая тенденция оказывается не чуждой и Гультену.

Но еще интереснее опыт практического применения политипической концепции вида финским ботаником Яласом, опубликовавшим недавно прекрасную работу о распространении некоторых североевропейских растений озов и песков (Jalas, 1950). Во введении ко второму разделу этого труда, посвященном в основном проблеме низших таксономических единиц, Ялас пишет, что он относится весьма сдержанно («mit Reservation») к тому чрезвычайно узкому, присущему многим русским систематикам, пониманию видовой категории, с которым сразу же приходится сталкиваться при просмотре «Флоры СССР» и к которому он должен будет еще возвратиться по ходу изложения его исследования, говоря

о *Carex ericetorum* Pall., роде *Pulsatilla* Mill. и об *Anthyllis vulneraria* L.

В соответствующих местах цитированной работы он касается: 1) выданной В. И. Кречетовичем во «Флоре» за *Carex approximata* Bell. ex All. скандинавской и кольской формы, отличной от подлинного растения Аллиони и на самом деле представляющей, по Яласу, безареальную форму *C. ericetorum* Pall., 2) географических рас типа *Pulsatilla pratensis* s. l., из которых *P. pratensis* (L.) Mill. и *P. nigricans* Stork он вполне субъективно трактует как «разновидности» особого сборного подвида «ssp. *eupratensis* (Hegi) Jalas», противопоставляя последний другому «подвиду» — южноевропейской «ssp. *montana* (Hoppe) Hayek» (*P. montana* Hoppe), и особенно 3) северных (фенноскандинавских) форм коллективной *A. vulneraria* L.

Обработка последних представляет исключительный интерес, так как Ялас, располагавший обширным гербарным материалом, не ограничивался здесь лишь регистрацией отдельных форм, но пытался выяснить (и, по-видимому, удачно) их родственные отношения. Попытка отразить эти отношения в принятых им обозначениях отдельных форм ему, однако, явно не удалась. Очень интересно сопоставить эти обозначения с бинарными обозначениями во «Флоре СССР». С той или иной оговоркой признав реальное существование в природе всех приведенных во «Флоре СССР» для нашего северо-запада форм [причем наиболее низко расценена *A. arenaria* (Rupr.) Juz.; по Яласу, это узколокальная форма типа *A. polyphylla*], Ялас принимает лишь часть их за подвиды сборной (политипической) *A. vulneraria*, а именно: *A. Linnaei* Sag., *A. polyphylla* Kit., *A. maritima* Schweigg; упомянутая *A. arenaria*, а также *A. Schiwerekii* (Blocki) DC. имеют меньший таксономический ранг, остальные формы являются гибридными (но также получившими во «Флоре СССР» бинарные наименования, встречаясь нередко в отсутствии «родителей» и занимая хотя и небольшие, но достаточно определившиеся ареалы). Последние Ялас обозначал с помощью соответствующих, мало удобных формул: *A. vulneraria* ssp. *Linnaei* $\lesseqgtr$ ssp. *polyphylla* (наша *A. colorata* Juz.) и т. п. Кроме названных трех подвидов, Ялас приводит для Фенноскандии еще три подвида, отсутствующие во флоре Советского Союза, а также культурную форму язвенника (*A. vulneraria* ssp. *communis* Rouy=*A. vulgaris* Kern.), во «Флоре СССР» нами не приводившуюся; она также трактуется Яласом как подвид. Родственные отношения упомянутых язвенников в настоящее время достаточно выяснены.

Как мы писали в своей обработке данного рода, до нашей территории (так же как и до территории Фенноскандии) «доходят в сущности лишь конечные звенья различных рядов» (Флора СССР, XI, стр. 262); северные формы удовлетворительно укладываются в три таких ряда, и Ялас хорошо это знает, упоминая о них в конце своей обработки, где они именуются «Gruppe Linnaei», «Gruppe Polyphylla» и «Gruppe Borealis». Никакими номенклатурными правилами подобные «группы подвидов» не предусмотрены; официально же принятые обозначения северных форм, объединяемых Яласом в один вид *A. vulneraria*, сразу же распадающийся на значительное число подчиненных ему, таксономически как бы равноценных подвидов (некоторые из которых на самом деле являются хорошими примерами «псевдовикаризма»), ни в какой мере не отражают их подлинных отношений друг к другу и представляют собой чисто формальную и весьма шаблонную схему. Этот пример еще раз с ясностью опровергает обычно выдвигаемый тезис о возможности путем подчинения одних

таксонов другим показать их родственные связи и даже степень родства.

Также неблагополучно обстоит дело у Яласа и с обозначением форм таксономически небольшого ранга, филогенетически неясных, но реально существующих и во многих отношениях интересных, а поэтому заслуживающих особого имени. В безвыходное положение его поставила, например, форма с островов Балтийского моря, именуемая во «Флоре СССР» *A. coccinea* (L.) Beck. Гипотетически она принимается за гибридогенную форму, возникшую в давнее время в результате скрещивания поныне растущей бок о бок с нею *A. Linnaei* Sag. с какой-то неизвестной, очевидно уже вымершей, формой из яласовской «Grupре Borealis» (Jalas, 1950, S. 29). Вопреки всяким номенклатурным правилам, Ялас последовательно обозначает ее (там, где говорит от своего имени, а не цитируя других авторов) с помощью мономиала, т. е. одного видового эпитета или, если угодно, тривиального названия, а именно «coccinea», без указания ранга таксона и ничему его не подчиняя. Очевидно, следуя своим установкам, Ялас, принципиально не может признать *A. coccinea* ни за вид, ни за подвид; не может он также подчинить ее в каком бы то ни было качестве ни одной из принятых им единиц или хотя бы признать ее с достоверностью за гибрид (там же, стр. 29, 42, 43). Здесь повторилось, таким образом, то, что произошло у Берга по отношению к *Picea fennica*, но в еще более отчетливой форме, так как *A. coccinea* является, по-видимому, «полусиротой».

Все подобные затруднения, с которыми столкнулся в своей работе Ялас, легко устраняются с признанием взглядов и технических приемов, применяемых авторами «Флоры СССР». Мы убеждены, что со временем они станут общепринятыми и за рубежом. Уже сейчас они несомненно отражаются на работах западных авторов в положительном смысле. Тот же, много раз цитировавшийся Гультен опубликовал не так давно интересную работу «О расах в скандинавской флоре» (Hultén, 1949), в которой под явным влиянием как работ Комарова, так и «Флоры СССР» уточнены, с доведением их до «конкретных видов», т. е. географических рас, «ходовые» определения многих скандинавских растений. В свою очередь и Ялас (Jalas, 1952) напечатал заметку, представляющую сообщение об описанном нами с Кольского полуострова виде *Anthyllis Kuzenevae*, в которой он, между прочим, пишет, что «вопрос о видовом, подвидовом и разновидностном ранге северных таксонов *Anthyllis* имеет лишь второстепенное значение. Главное дело заключается в том, что они дифференцированы как морфологически, так и экологически и географически. Они имеют также и различную историю своего расселения (migration history)» (цит. соч., стр. 50). Если бы он еще прибавил, что различение этих рас совершенно необходимо как в интересах науки, так и практики, что они, таким образом, должны быть признаны за низшие «обязательные» систематические единицы (или, другими словами, что без их определения не может считаться определенным и растение), то у советских авторов не было бы с ним никаких существенных расхождений.

В недавно опубликованной статье, посвященной юбилею теперешнего редактора «Флоры СССР» Б. К. Шишкина, Е. Г. Бобров (1956, стр. 930) писал о все нарастающем интересе к этому изданию со стороны ботаников и ботанических учреждений зарубежных стран, добавляя, что этот интерес «легко может быть понят, если мы взглянем на карту мира — территория Советского Союза, охватываемая „Флорой СССР“, занимает более половины умеренной и бореальной зон северного полушария».

Позволительно, однако, думать, что «Флора СССР», помимо этого, отличается еще и некоторыми другими особенностями и достоинствами, могущими вызвать к ней интерес. Может быть к этим особенностям относится и делаемая в ней попытка планово (Комаров, 1930, стр. 8) провести комаровскую концепцию вида, подобно тому как это было задумано в свое время В. А. Петровым в его лишь начатой региональной «Флоре Якутии», — концепцию, которую некоторые авторы квалифицируют как «новый, высший этап в развитии фитоэйдологии» (Купревич, 1949, стр. 24), «новое, третье в историческом счете, выросшее на основе диалектического материализима понимание вида» (Кузьмин, 1946, стр. 53), принадлежащее притом «к золотому фонду материалистической биологии» (Завадский, 1952, стр. 25).

Настоящая статья была уже написана, когда нам сделалась известной работа голландского ботаника Ван-Стееннса (Van Steenis, 1957), заключающая в себе основные установки к коллективному труду «Flora Malesiana». В этой работе имеется особое подстрочное примечание, касающееся взглядов В. Л. Комарова на вид (цит. соч., стр. CXC). Необходимо сказать, что ни одной из работ Комарова Ван-Стеенис не читал и о взглядах его судит только на основании одной из статей Б. К. Шишкина (1950). Тем не менее Ван-Стеенис дает в общем правильное, хотя и весьма схематичное, изложение взглядов Комарова. В частности, он отмечает близость их к взглядам Кернера и Веттштейна; пишет он и о том, что вид для Комарова не является только морфологическим понятием и что последний придает ему филогенетическую интерпретацию. Подчеркивает он также, что «Флора СССР» основывается на «дарвиновской таксономии» и отражает естественный процесс происхождения видов, принимая «молодые константные виды» за самостоятельные единицы и группируя их в видовые ряды.

Ван-Стеенис явно отрицательно относится к комаровской концепции вида. По его мнению, принципиальное и последовательно проведенное принятие географических рас за виды неизбежно должно будет привести к бесконечному числу всяческих исправлений («emendations») и сделает затруднительным или даже невозможным сравнение «Флоры СССР» с сопредельными флорами. Он, однако, не отмечает, что концепция Комарова не приемлема для него уже как концепция подлинного эволюциониста и дарвиниста, к каковым Ван-Стеенис не относится. Говоря на той же странице о предшественниках Комарова, Кернере и Веттштейне, он как бы проговаривается в этом отношении. Мы уже писали, что как Кернер, так и Веттштейн, в согласии с учением Дарвина, не видели принципиальной разницы между молодыми географическими и экологическими расами и более древними видами, одинаково трактуя их как виды. Для них это было вполне естественным, ибо с их точки зрения вид (по излюбленному выражению Комарова) «адекватен среде» (Комаров, 1940, стр. 161 и др.); Ван-Стеенис, наоборот, солидаризируется с такими авторами, как цитируемые им Баур и особенно Гольдшмидт, согласно которому «географическая вариация не является ни первым шагом, ни моделью для видообразования» (Van Steenis, 1957, p. CXC).

Работа Ван-Стееннса крайне типична для определенного круга современных западных систематиков, и на ней стоит несколько задержаться. В самом разнообразном контексте в ней повторяется выражение «линнеевский вид», упоминается о «линнеевской концепции вида», «линнеевском стандарте вида» и даже о «линнеевской популяции»; говорится, что линнеевский вид навсегда останется самой существенной ступенью

ботанической классификации (там же, стр. CCXXV). Ван-Стеенис повторяет при этом уже отмечавшуюся нами ошибку ряда авторов, характеризуя линнеевский вид как непременно широко понятный и обычно сложно построенный, состоящий из подвидов и рас, и не пытаясь проанализировать, что же на самом деле представляли собой виды Линнея. Мы уже касались этого вопроса, и здесь достаточно привести еще лишь два примера решительного расхождения даваемой характеристики линнеевских видов с их действительным значением.

Geum rivale L. и *G. urbanum* L. для Линнея (как и для большинства флористов и систематиков всех времен) несомненно были хорошими видами; для Ван-Стееписа они, однако, представляют собой один «линнеон» с двумя подвидами (там же, стр. CCIX—CCX). Вместе с тем в качестве чуть ли не единственной причины, обусловливающей возникновение новых «линнеевских видов», Ван-Стеенис рассматривает явление аллополиплоидии (там же, стр. CCXXIII), имея, вероятно, в виду примеры ее, подобные пресловутому синтезу «линнеона» *Galeopsis tetrahit* L. (о последнем он, кстати, сам упоминает на стр. CC). Между тем *G. tetrahit* в том объеме, какой ему придавал сам Линней, обнимал как этот вид в узком смысле, так и его диплоидных «родоначальников», не говоря уже о *G. bifida* Boenn.

Сходным образом Ван-Стеенис все время упоминает и слово «иерархия» с такими производными от него выражениями, как «иерархические отношения», «иерархическая структура систематики», «иерархический остов линнеевской классификации», «балансированная иерархия» и т. п. Внешне Ван-Стеенис близко подходит к ашерсоновскому классификационному приему, принимая пять различных иерархических ступеней для своих таксонов (вид, подвид, разновидность, форма, модификация). Оговоримся, однако, что тенденция, все же существующая у многих ашерсонианцев (в том числе у упоминавшегося нами Телунга), как-то отразить в своих построениях филогенетические отношения систематических единиц у Ван-Стееписа полностью отсутствует; по его мнению, в фитографии не следует примешивать к наблюдению форм никаких гипотез или теорий и вводить в нее какие-либо соображения о филогении и происхождении таксонов (там же, стр. CXC—CXCI). Характерно, что в приложенном к статье терминологическом словарике слово «филогения» вообще отсутствует. Неудивительно, что важнейшее достижение современной систематики — географо-морфологический метод Ван-Стеенисом отбрасывается вместе с основой всех его вариантов — известным положением Уоллеса о параллелизме между изменениями во времени и в пространстве. Примечательно, что в качестве главного аргумента, приводимого Ван-Стеенисом в оправдание резко отрицательного отношения к географическому критерию вида, он дает лишь два примера ошибочного установления географических видов, на самом деле основанного на путанице этикеток (там же, стр. CXCIV—CXCV).

Архаичные воззрения Ван-Стеениса, возвращающие нас к временам А. Декандоля и Бентама, которых он неоднократно цитирует в качестве образцов для подражания, усиленно уснащаются ультрасовременной терминологией и вообще понятиями и представлениями, заимствованными из области «новой» (в смысле Гексли) систематики. Типичную для ее представителей концепцию вида, основанную на достижениях генетики и экспериментальной систематики, нам уже случилось однажды охарактеризовать в другой работе (Юзепчук, 1939). Как авторы, так и работы их, особо выдвигаемые Ван-Стеенисом [из последних сошлемся здесь на ра-

боты Н. И. Вавилова (1928), Дансера (Danser, 1929), Баура (Baur, 1932), Турессона (Turesson, 1936)], неоднократно цитировались, обсуждались и критиковались в советской литературе и, в частности, В. Л. Комаровым. Помимо неприемлемости их концепций для советского читателя, некоторые из них расходятся, как мы отмечали в самом начале статьи, и с обычными представлениями профессиональных флористов о виде.

Стремясь как-то согласовать два таких разнозначных критерия вида, как формально-морфологический и физиологический, которым он одним только и придает значение, Ван-Стеенис впадает на практике в непримиримые противоречия в трактовке таксономических категорий. В результате на уровне только подвидов (а не видов) у него оказываются расположенными, с одной стороны, в качестве характеризующихся своей «смешиваемостью» (miscibility) такие поистине линнеевские виды, как упомянутые выше *G. rivale* L. и *G. urbanum* L. (систематиками относимые обычно даже к различным секциям), а с другой — те хромосомальные расы, которые, не смешиваясь между собой, в то же время, однако, по мнению Ван-Стееписа, не могут быть признаны за виды как недостаточно сильно отличающиеся морфологически. Если прибавить к этому, что в качестве подвидов трактуются и географические расы, но что для апомиктов считается, наоборот, допустимым обозначение их с помощью бинарных наименований, с добавлением лишь условного символа «apom.» (там же, стр. CCXV), то неудовлетворительность выдвигаемых Ван-Стеенисом «конструктивных предложений» станет очевидной. Мы уверены, что со взглядами Ван-Стееииса смогут согласиться далеко не все западные флористы и систематики; с некоторыми из них Ван-Стеенис и сам полемизирует, притом даже с таким, как Туррилл (Turrill), во многом разделяющий воззрения Гексли (ср. Van Steenis, 1957, p. CCIX—CCX). Мы не говорим уже о резкой критике, обрушиваемой Ван-Стеенисом на Шиндлера, стоящего в вопросе об объеме вида на позициях Веттштейна (Schindler, 1913; ср. Van Steenis, 1957, p. CCXX—CCXXI).

Среди даваемых Ван-Стеенисом в конце его работы «рекомендаций» для таксономиста имеется одна, едва ли не специально (или по крайней мере частично) направленная в адрес авторов «Флоры СССР» и решительном образом предостерегающая против «тенденции к изменению оценки ранга таксономических единиц на одну ступень, путем повышения всех подвидов до степени видов, всех видов до степени рядов (series), всех секций до степени подродов, всех подродов до степени родов и т. д.».

По словам Ван-Стееииса, такая тенденция «не имеет смысла, раз взаимное положение таксономических категорий не изменяется» (цит. соч., стр. CCXXV). Подлинные тенденции авторов «Флоры СССР» Ван-Стеенисом, однако, явно не поняты или искажены. На наш взгляд, Ван-Стеенис неправильно характеризует взаимоотношения между анализом и синтезом в систематике и флористике (там же, стр. CLXXVI—CLXXVII). Он напрасно полагает, что аналитическое направление в настоящее время исчерпало себя; переход же к синтезу до завершения анализа чреват крупными ошибками и не может способствовать выяснению генетических отношений конкретных видов (рас). Интересен упрек, обращаемый Ван-Стеенисом к Веттштейну в связи с его обработкой рода *Euphrasia* L., о которой нами уже сказано. Ван-Стеенис пишет, что увеличение числа биномиальных названий в этом роде оказалось катастрофичным для практической таксономии: «Никто больше не в состоянии понять, какие биномиалы относятся к линнеонам и какие к подвидам». Он полагает, что «если бы Веттштейн не ввел спорных теоретических идей в практическую

таксономию, то была бы достигнута гораздо более удовлетворительная, точная и полезная видовая и межвидовая иерархическая таксономия; мы тогда были бы информированы о видах и развитии их рас простыми средствами номенклатуры» (там же, стр. CXC). По-видимому, Ван-Стеенис не осознал, что трудности, с которыми сталкивается систематик при изучении рода *Euphrasia* и подобных ему, лежат в природе вещей, что удовлетворительная, отвечающая действительным отношениям наличных рас группировка их возможна только после ряда последовательных приближений и что «бесконечное число исправлений», о котором он говорит, является залогом прогресса науки. Без этого могла бы идти речь лишь о создании ряда условно разграниченных и фиктивных «сборных видов», ибо никаких явственно разграниченных «линнеонов» в данном случае нет (Ван-Стеенису и вообще свойственно преувеличивать степень объективности этого таксона в том объеме, в каком он его понимает). Возврат же к единственному для флоры Евразии линнеону *Euphrasia officinalis* s. l. также нельзя считать целесообразным выходом из положения.

Нам могут возразить, что, как это отмечено Ван-Стеенисом, он считает свою таксономию только «альфа-систематикой» и в принципе не против развития филогении в каком то отдаленном будущем (там же, стр. CLXXIII, CLXXIV). Безусловно, можно пользоваться любой из начальных букв греческого альфавита для символизации младенческой стадии, достигнутой систематикой, но лишь при условии, чтобы применяемые ею приемы, вроде закостенелых полиномиалов ашерсоновского типа, не мешали уже теперь, поскольку это возможно, переходить к «омега-систематике».

Выводы

1. Вопреки сложившемуся представлению о «линнеевском» виде как о непременно «крупном» и притом по большей части сложно построенном, вид у Линнея, будучи весьма различным по своему объему, был в то же время принципиально монотипическим и таксономически неделимым. Разновидности были, с точки зрения Линнея, единицами совершенно другого порядка, притом необязательными для различения. В качестве отдельных видов Линней нередко отличал друг от друга близкие географические и экологические расы. Кроме того, устанавливая свои виды, он чаще имел в виду совершенно конкретные формы и лишь впоследствии другие исследователи произвольно расширяли первоначальный объем его видов.

2. Линнеевская трактовка видовой категории на первых порах вполне удовлетворяла ботаников и долгое время была общепринятой; ближайшей задачей систематиков было расчленение тех из видов Линнея, которые фактически являлись сборными, а также установление новых, бывших ему совершенно неизвестными.

3. Принципиально политипическая концепция вида возникла и вошла в научную практику значительно позже, характеризуя эпоху так называемой «естественной» систематики растений (таксономии). Она проделала большой путь развития, причем первоначально (до Дарвина) отнюдь не была связана с проблемами эволюции и тем более филогении, стремясь лишь к «равноценности» единиц, относимых к различным из принятых категорий, и давая представление о различной значимости морфологических признаков.

4. Дарвин выступил со своим основным сочинением уже после укоренения этой политипической концепции вида, выдвинув положение об

условном характере таких категорий, как «разновидность», «подвид», «вид», и не отмечая каких-либо принципиальных различий между ними. Говоря о происхождении видов, он в сущности имел в виду происхождение рас («репрезентативных видов»); во избежание разногласий при их оценке он считал возможным (по крайней мере в будущем) признавать свои «разновидности» за виды.

5. Один лишь Кернер сразу же подхватил и полностью реализовал эту идею, последовательно применяя ее на практике. Его «реформа» не имела, однако, повсеместного и недвусмысленного успеха, и систематика, становясь «филогенетической», первоначально оставалась на позициях «политипической» концепции вида, пытаясь лишь отражать в конструируемых схемах степень близости отдельных форм друг к другу и их филогенетические связи.

6. Коржинский впервые дал ясную и отчетливую формулировку отличий между конкретной расой и абстрактным и сложно построенным видом. Однако, в противоположность Кернеру, он фактически принял политипический вид за основную единицу исследования, для обозначения же отдельных, входивших в ее состав рас употреблял тройную номенклатуру, приблизившись в этом отношении к практике, обычно применяемой зоологами.

7. Внешне Веттштейн последовал за Кернером, отказавшись от «полиномиалов» в духе Гюнтера Бека и Ашерсона; однако он сделал большую уступку сторонникам политипической концепции вида, приняв такие категории, как «вид», «подвид первого порядка», «подвид второго порядка». Его «виды» снова стали, таким образом, идеальными и абстрактными построениями; конкретные «подвиды» он, правда, также обозначал бинарными наименованиями, но такой прием не удержался в науке.

8. Комаровская концепция вида сменила и монотипическую линнеевскую, и политипическую концепцию (в различных ее вариантах), как бы синтезировав их и оказавшись наиболее приемлемой с точки зрения теории и практики филогенетической систематики. Развивая эту концепцию, Комаров в то же время всецело оставался на позициях дарвиновского учения о виде.

9. Характерной особенностью комаровской концепции является признание расы в смысле Коржинского (включая сюда и подвид в смысле Веттштейна) за основную единицу систематики, таксономически приравниваемую к виду. Комаров определял расу как однородную группу индивидуумов, связанных общей племенной жизнью, общностью физиологических процессов, единым генетическим процессом и большой наследственной стойкостью. В качестве необходимого критерия для признания соответствующей формы за вид он выдвигал также наличие у нее замкнутого и устойчивого ареала и занимаемое ею определенное место в «экономии природы».

Другой особенностью комаровской концепции является введение им в систематику понятия «видовой ряд», по объему своему приблизительно соответствующего «виду» Веттштейна и Коржинского или «абстрактному виду» Еленкина, но принимающего у Комарова особый, «динамический» смысл.

10. Комаров не считал необходимым обозначать особыми названиями нестойкие или имеющие лишь кратковременное существование индивидуальные формы в пределах вида-расы, сколь бы заметно они ни отличались друг от друга морфологически, благодаря чему вид выступает у него в качестве «целостной» биологической и эволюционной единицы.

11. Сформулированная впервые в начале текущего столетия комаровская концепция вида быстро получила в нашей стране повсеместное признание и вскоре вытеснила господствовавшую у нас до того политипическую концепцию, причем особенно показательным был отход от их первоначальных позиций таких крупных наших флористов, как Н. А. Буш, Ю. Н. Воронов, Д. И. Сосновский и др.

12. Ко времени начала издания «Флоры СССР» концепция Комарова настолько утвердилась в советской литературе, что была единодушно принята в качестве обязательной для проведения в названной «Флоре» коллективом ее сотрудников. Она всецело оправдывает себя при работах по истории флоры и наиболее соответствует «хозяйственным требованиям при введении дикорастущих растений в культуру», как это указано в предисловии к «Флоре СССР» и как это во многих случаях подтверждено практикой социалистического строительства.

13. Нельзя сказать, чтобы концепция Комарова проводилась во «Флоре СССР» со строгой последовательностью и принципиальностью. Однако до настоящего времени это самый яркий и выдающийся пример планового ее проведения, притом в основном несомненно удавшийся.

14. В последние годы имел место ряд выступлений, явно направленных против комаровской концепции вида. Частично выступления эти принадлежали систематикам культурных растений и зоологам, не учитывавшим специфических особенностей объектов их исследований по сравнению с особенностями представителей дикорастущей флоры (по преимуществу высших растений), в применении к которой эта концепция создавалась. Авторы другой части выступлений, к сожалению, в большей степени заботились о легкости определения растений (учитывая при этом преимущественно интересы начинающих работников и представителей других специальностей), нежели о прогрессе флористики и систематики, и потому их высказывания не могут быть приняты всерьез.

15. В советской флористической литературе примеры критики и отрицательного отношения к взглядам Комарова являются, однако, сравнительно редким явлением. Работы большинства западных систематиков чаще этим взглядам в большей или меньшей степени противоречат, хотя примеры такого резкого расхождения с установками Комарова, как в рассмотренной нами работе Ван-Стеениса, представляют скорее крайний случай. У нас нет оснований сомневаться в том, что в дальнейшем комаровской концепции суждено завоевывать все больше признания и на Западе.

Литература

Баранов П. А. 1944. Исторический метод в работах В. Л. Комарова. Вестн. Акад. наук СССР, 10.

Бекетов А. Н. 1860. Николай Степанович Турчанинов. Вестн. естеств. наук, изд. Моск. общ. испыт. прир., 34 и 35.

Берг Л. С. 1950. О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников. Природа, 9.

Бобров Е. Г. 1944. Наша современная флористика и значение работ В. Л. Комарова в ее развитии. Сов. ботаника, 6.

Бобров Е. Г. 1956. Борис Константинович Шишкин. (К 70-летию со дня рождения). Ботан. журн., 41, 6.

Бочанцев В. П. и С. Ю. Липшиц. 1955. К вопросу об объеме вида у высших растений. Ботан. журн., 40, 4.

(Бунге А.) Al. Bunge. 1865. Uebersichtliche Zusammenstellung der Arten der Gattung Cousinia Cass. Mém. Acad. sci. St.-Pétersb., VII sér., 9, 2.

Быков Б. А. 1939. О символическом выражении филогенетических связей при таксономических единицах. Уч. зап. Казахск. гос. унив., 1, Биология.

(Вавилов Н. И.) N. I. Vavilov. 1928. Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. Ztschr. indukt. Abst. u. Vererb., Suppl. 1.
Вавилов Н. И. 1931. Линнеевский вид как система. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 26, 3.
Введенский А. И. 1957. К дискуссии о виде. Изв. Акад. наук УзССР, сер. биолог. наук, 2.
(Винклер К.) C. Winkler. 1892. Synopsis specierum generis Cousiniae Cass. Тр. Петерб. ботан. сада, 12, 2.
Голенкин М. И. 1927. Победители в борьбе за существование. Тр. Ботан. инст. Ассоц. н.-исслед. инст. при Физ.-мат. фак. I Моск. гос. унив., М.
Городков Б. Н. 1913. К систематике европейско-азиатских представителей рода Sagittaria. Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 10.
Гроссгейм А. А. 1928. Флора Кавказа, 1. НКЗ ССР Армении, Тифлис.
Грубов В. И. 1955а. Valeriana officinalis L. Список растений Гербария флоры СССР, 13.
Грубов В. И. 1955б. К вопросу об объеме вида на примере аптечной валерианы. Ботан. журн., 40, 6.
Дарвин Ч. 1873. О происхождении видов путем естественного отбора. Перев. с англ. С. А. Рачинского. Изд. 3-е, исправл., М.
Еленкин А. А. 1903а. О «замещающих» видах. (I). Изв. Петерб. бот. сада, 3, 1; то же (II), там же, 3, 2.
Еленкин А. А. 1903б. Несколько слов по поводу понятий «вид», «подвид», «раса». Изв. Петерб. ботан. сада, 3, 7.
Завадский К. М. 1952. О прогрессивном значении взглядов В. Л. Комарова на реальность и целостность вида. Вестн. Ленингр. унив., 4, сер. биол., геогр. и геол.
Завадский К. М. 1954. О некоторых вопросах теории вида и видообразования. Вестн. Ленингр. унив., 10, сер. биол., геогр. и геол.
Келлер Б. А. 1907. Очерки и заметки по флоре юга Царицынского у. В кн.: Н. А. Димо и Б. А. Келлер. В области полупустыни. Почв. и ботан. исслед. на юге Цариц. у. Саратовск. губ., 2, Саратов.
Кельрейтер И. Г. 1940. Учение о поле и гибридизации растений. Сельхозгиз, М.—Л.
Клоков М. В. 1955. Евразиатские виды рода Polemonium L. Ботан. матер. Герб. Ботан. инст. АН СССР, 17.
Козо-Полянский Б. М. 1915 (Реферат). А. П. Ильинский. Материалы к флоре Вятской губ. Вестн. русск. флоры, 1, 4.
Комаров В. Л. 1901а. Флора Маньчжурии, 1. Тр. Петерб. ботан. сада, 20.
Комаров В. Л. 1901б. Хвойные деревья Маньчжурии. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 32. 1, Проток. засед., 6.
Комаров В. Л. 1901в (1902). Typha orientalis Presl. и Caldesia parnassifolia Parl. в их географическом распространении. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 32, 1, Проток. засед., 6.
Комаров В. Л. 1902а. Вид и его подразделения. Дневн. XI съезда русск. естествоиспыт. и врачей в СПб (20—30 декабря 1901 г.), 6, СПб.
Комаров В. Л. 1902б. По поводу сообщения моего о Typha orientalis и Caldesia parnassifolia. Тр. Ботан. сада Юрьевск. унив., 3, 3.
Комаров В. Л. 1902в. Формы изменяемости Sagittaria и дикие расы обыкновенной малины Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 32, 1, Проток. засед., 7—8.
Комаров В. Л. 1908. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Петерб. ботан. сада, 29, ч. 1 и 2.
Комаров В. Л. 1912. Видообразование. Итоги науки в теории и практике, VI. Изд. «Мир», М.
Комаров В. Л. 1927. Флора полуострова Камчатки, 1. Изд. АН СССР, Л.
Комаров В. Л. 1930. Предисловие к кн.: В. А. Петров. Флора Якутии, 1. Изд. АН СССР, Л.
Комаров В. Л. 1934. Предисловие к кн.: Флора СССР, 1. Изд. АН СССР, Л.
Комаров В. Л. 1935. Ламарк и его научное значение. (Вступительная статья к кн.: Ламарк. Философия зоологии, 1. Биомедгиз, М.—Л.).
Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. (Страница из истории биологии). Изд. АН СССР, М.—Л.
Кондратюк Е. Н. 1957. Некоторые замечания о статье В. П. Бочанцева и С. Ю. Липшица «К вопросу об объеме вида у высших растений». Ботан. журн., 42, 2.
Коржинский С. И. 1892. Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях, 1. Томск.

Кузнецов Н. И. 1894. Подрод Eugentiana Kusnez. рода Gentiana L. Систематическая, морфологическая и географическая обработка. СПб.
Кузнецов Н. И. 1903. (Критический реферат). А. А. Еленкин. О замещающих видах. Тр. Ботан. сада Юрьевск. унив., 4, 3.
Кузнецов Н. И. 1911. Род Lycopsis и история его развития. Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 8.
Кузнецов Н. И. (совместно с Н. Поповым). 1912—1916. Borraginaceae. В кн.: Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин. Материалы для Флоры Кавказа, 37—38, 40—44.
Кузьмин В. И. 1946. Комаровская концепция вида. Зап. Харбинск. общ. естествоиспыт. и этнографов, 5.
Купревич В. Ф. 1949. Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Ламарк Ж. Б. 1935, 1937. Философия зоологии, 1—2. Биомедгиз, М.—Л.
Липский В. И. 1899. Флора Кавказа. Тр. Тифл. ботан. сада, 4, СПб.
Липшиц С. Ю. 1952. Комаров В. Л. В кн.: Русские ботаники, 4. Изд. Моск. общ. испыт. природы, М.
Литвинов Д. И. 1911. О Calamagrostis Langsdorffii (Link) Trin., C. purpurea Trin. и некоторых близких к ним формах. Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 8.
Майр Эрнст. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. Изд. иностр. лит., М.
Майр Э., Э. Линсли, Р. Юзингер. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. Изд. иностр. лит., М.
Международные правила ботанической номенклатуры. 1949. Изд. АН СССР, М.—Л.
Невский С. А. 1935. К вопросу о системе рода Triticum. Сов. ботаника, 6.
Пачоский И. 1914. Херсонская флора, 1. Херсон.
Петров В. А. 1930. Флора Якутии, 1. Изд. АН СССР, Л.
Пояркова А. И. 1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода Acer L. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. I, 1.
Розанова М. А. 1940. О биологической изоляции и «скрытых» видах. Ботан. журн., 25, 4—5.
Семенов-Тян-Шанский А. П. 1910. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации низших систематических единиц. Зап. Акад. наук, VIIIa, сер. по Физ.-мат. отд., 25, 1 (4).
Синская Е. Н. 1931. К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 25, 2.
Синская Е. Н. 1949. К пересмотру основ филогенетической систематики. Сел. и семеноводство, 7 (189).
(Стевен Хр.) Ch. Steven. 1857. Verzeichniss der auf der taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. Moskau.
Сукачев В. 1911. К систематике сибирских берез. Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 8.
Сырейщиков Д. П. 1914. Иллюстрированная флора Московской губ., ч. 4. М.
Тахтаджян А. Л. 1955. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений. Ботан. журн., 40, 6.
Тимирязев К. А. 1914. Жордан. Энциклоп. словарь «Гранат», 20, М.
Тимирязев К. А. 1922. Исторический метод в биологии растений. Десять общедоступных чтений. М.
Толмачев А. И. 1923. О европейских расах Papaver radicatum Rottb. Ботан. матер. Герб. Гл. ботан. сада, 4, 11/12.
Толмачев А. И. 1956. К изучению арктической флоры СССР. Ботан. журн., 41, 6.
(Турчанинов Н. С.) N. Turczaninow. 1842—1856. Flora baicalensi-dahurica . . .
Федченко Б. А. 1902. Обзор видов рода Hedysarum. СПб.
Флора СССР. 1934—1957. 1—24. Изд. АН СССР, М.—Л.
Фляксбергер К. 1935. (Рецензия). Triticum L. pr. p. (Пшеница). — «Флора СССР». Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, сер. 13, 6. Рефераты и библиография.
Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. Перев. с польск. Г. И. Поплавской. Изд. иностр. лит., М.
Шипчинский Н. В. 1924. О географическом распространении видов рода Trollius L. и о генетической их связи. Изв. Гл. ботан. сада, 23, 1.
Шишкин Б. К. 1947. Учение о виде по работам В. Л. Комарова. В кн.: Юбил. сборн., посвящ. 30-летию Великой Октябр. соц. револ., 2, Изд. АН СССР, М.—Л.

Шишкин Б. К. 1950. Жизненный и творческий путь В. Л. Комарова. Ботан. журн., 35, 2.
Шишкин Б. К. и П. Н. Овчинников. 1944. В. Л. Комаров. (К 75-летию со дня рождения). Лениздат, Л.
Шишкин Б. К. и С. В. Юзепчук. 1937. О правилах ботанической номенклатуры. Сов. ботаника, 4.
Юзепчук С. В. 1929. К систематике рода Dryas L. Изв. Гл. ботан. сада, 23, 3—4.
Юзепчук С. В. 1932. Материалы по изучению каучуконосных представителей рода Cousinia Cass. I. Тр. Н.-исслед. инст. промышл., 499, Всес. н.-исслед. инст. кауч. и гуттаперчи, 4.
Юзепчук С. В. 1936. Новые данные по систематике средне-азиатских видов рода Cousinia Cass. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. I, 3.
Юзепчук С. В. 1939. Проблема вида в свете учения Дарвина. Сов. ботаника, 6—7.

Alpinus P. 1592. De plantis Aegypti liber etc. Venetiis.
Arber A. 1938. Herbals; their origin and evolution. A chapter in the history of botany, 1470—1670. A new ed. Cambridge.
Ascherson P. und P. Graebner. 1896—1935. Synopsis der Mitteleuropaeischen Flora, 1—7. Leipzig.
Babington Ch. C. 1856. Manual of British botany. Ed. 4. London.
Baur E. 1932. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung Antirrhinum, Section Antirrhiastrum. Ztschr. indukt. Abst. u. Vererb., 63.
Bentham G. 1858. Handbook of the British Flora. London.
Briquet J. 1899. Observations critiques sur les conceptions actuelles de l'espèce végétale. In: Burnat. Flore des Alpes maritimes, 3, 1.
Clusius C. 1576. Rariorum aliquot stirpium per Hispanias observatarum historia etc. Antverpiae.
Danser B. H. 1929. Ueber die Begriffe Komparium, Kommiscuum und Konvivium. Genetica, 11.
Darwin Ch. 1901. The origin of species. Sixth edition. London.
De Candolle Alph. 1835—1837. Introduction à l'étude de la botanique, 2 vols. Paris.
Deyl M. 1946. Study of the genus Sesleria. Opera bot. Čechica, 3.
Dobzhansky T. 1939. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Jena.
Duchesne A. (fils). 1766. Histoire naturelle des Fraisiers. . . Paris.
Du Rietz G. E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. Svensk Botanisk Tidskr., 24, 3.
Engler A. (herausgeg. von). 1900—1957. Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus, HH. 1—106.
Focke W. O. 1877. Synopsis Ruborum Germaniae. Bremen.
Geyr v. Schweppenburg. 1935. Zur Systematik der Gattung Larix. Mitt. Deutsch. dendrol. Ges., 47.
Geyr v. Schweppenburg. 1937. Nochmals die geographisch-morphologische Methode. Mitt. Deutsch. dendrol. Ges., 49. (Mit Schlussbemerkung von O. Schwarz und Nachwort der Schriftleitung).
Gustafsson A. 1943. The genesis of the European blackberry flora. Lunds. Arsskr. N. F. Avd. 2, 39, 6.
Handel-Mazzetti H. 1907. Monographie der Gattung Taraxacum. Wien.
Harper R. A. 1923. The species concept from the point of view of a morphologist. Amer. Journ. Botany, 10.
Hiesey W. M., J. Clausen and D. D. Keck. 1942. Relations between climate and intraspecific variation in plants. Amer. Naturalist, 76, 762.
Hinton M. A. C., W. B. Turrill and oth. 1939. A discussion on «subspecies» and «varieties». Proc. Linn. Soc. Lond., 151 st. Session, pt. 2.
Hultén E. 1943, 1945. Flora of Alaska, IV. Lunds Univ. Arsskr. N. E., Avd. 2, 40, 1; 42, 1.
Hultén E. 1949. On the races in the scandinavian flora. Svensk Botanisk Tidskr., 43, 2—3.
Hultén E. 1951. Flora SSSR, del. 1—14 (Pteridophyta-Vitaceae). Svensk Botanisk Tidskr., 45, 1.
Huxley I. S. (ed.). 1940. The new systematics. Oxford.
Jalas J. 1950. Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen. Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo», 24, 1.

Jalas J. 1952. Anthyllis Kuzenevae Juz. and the boreal-group of Anthyllis Vulneraria L. Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo», 7, 1.
Jordan A. 1873. Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Lyon.
Kerner A. 1865. Gute und schlechte Arten. Oesterr. bot. Ztschr., 15, 1, 2, 5, 6, 8, 11, 22.
Kerner A. 1869. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Innsbruck.
Koelreuter J. G. 1761. Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.
Lamarck J.-B.-P.-A. 1809. Philosophie zoologique, 1—2. Paris.
Lindquist B. 1948. The main varieties of Picea Abies (L.) Karst. in Europe, with a contribution of the theory of a forest vegetation in Scandinavia during the last Pleistocene glaciation. Acta Horti Bergiani, 147.
Linnaeus C. 1737. Flora lapponica exhibens plantas per Lapponiam crescentes. Amstelaedami.
Linnaeus C. 1738. Classes plantarum. Lugduni Batavorum.
Linnaeus C. 1745. Flora suecica. Holmiae.
Linnaeus C. 1751. Philosophia botanica. Stockholmiae.
Linnaeus C. 1753. Species plantarum. Holmiae.
Linnaeus C. 1762—1763. Species plantarum. Ed. II. Holmiae.
Lotsy J. P. 1916. Evolution by means of hybridization. The Hague.
Löve A. 1955. Biosystematic remarks on Vicariism. Acta Soc. fauna et flora fennica, 72, 15.
Mattfeld J. 1925. Die in Europa und den Mittelmeergebiet wild wachsenden Tannen. Mitt. Deutsch. dendrol. Ges., 37.
Matthiolus P. A. 1571. Compendium de Plantis omnibus. . . de quibus scripsit in commentariis in Dioscoridem editis . . . Venetiis.
Monardes Nicolas. 1569. Dos libros, en veno que trata de todas las cosas que traen de nuestras Indias Occidentales etc. Sevilla.
Murbeck S. 1892. Studien über Gentianen aus der Gruppe Endotricha. Acta Horti Bergiani, 2, 3.
Ray John. 1685. Historia plantarum. . . , 1. Londini.
Reed Guilford. 1923. The species concept from the point of view of a physiologist and bacteriologist. Amer. Journ. Botany, 10.
Rothmaler W. 1952. Systematische Einheiten in der Botanik. Fedde's Repert. spec. nov., 54, 1.
Rothmaler W. 1955. Allgemeine Taxonomie und Chorologie der Pflanzen. 2. Aufl. Jena.
Rydberg P. A. 1924. The section Tuberarium of the genus Solanum in Mexico and Central America. Bull. Torr. Bot. Club, 51.
Schindler A. K. 1913. Einige Bemerkungen über Lespedeza Michx. und ihre nächsten Verwandten. Engler's Bot. Jahrb., 49.
Schwarz O. 1936. Ueber die geographisch-morphologische Methode in der systematischen Botanik. Mitt. Deutsch. dendrol. Ges., 48.
Schwarz O. 1937. Schlussbemerkung. Mitt. Deutsch. dendrol. Ges., 49.
Shull G. H. 1923. The species concept from the point of view of a geneticist. Amer. Journ. Botany, 10.
Stakman E. C. 1923. The species concept from the point of view of a plant pathologist. Amer. Journ. Botany, 10.
Stearn W. 1944. Notes on the Genus Allium in the Old World. Herbertia, 2.
Thellung A. 1918. Neuere Wege und Ziele der botanischen Systematik. . . Naturwiss. Wochschr., 32—33.
Turesson G. 1930. Genecological units and their classificatory value. Svensk Botanisk Tidskr., 24.
Turesson G. 1936. Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Fedde's Repert., 41.
Turner R. 1664. The British Physician: or the Nature and vertues of English Plants. London.
Van Steenis C. G. G. J. van. 1957. Specific and infraspecific delimination. Flora Malesiana, ser. I, 5^3.
Vierhapper F. 1919. Ueber echten und falschen Vikarismus. Oesterr. bot. Ztschr., 68.
Wagner M. 1868. Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig.

W a g n e r M. 1889. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze. Basel.
W e t t s t e i n R. 1896a. Monographie der Gattung Euphrasia. Leipzig.
W e t t s t e i n R. 1896b. Die europaeischen Arten der Gattung Gentiana sect. Endotricha. Denkschr. Akad. Wien, Mat.-nat. Kl., 64.
W e t t s t e i n R. 1898. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena.
W i l l d e n o w C. L. 1838. Grundriss der Kräuterkunde. Ed. 2. Berlin.
W i l l k o m m M. 1854. Anleitung zum Studium der wissenschaftlichen Botanik, 1—2. Leipzig.
W o l f Th. 1908. Monographie der Gattung Potentilla. Biblioth. Bot., 16.

Н. Т. ВАСИЛЬЧЕНКО

О СЕЗОННО-ДИМОРФНЫХ ВИДАХ

Явление сезонного диморфизма давно известно и хорошо изучено применительно к животному миру, где под этим названием подразумевается смена генераций одного и того же вида, отличающихся в различные периоды года (сезоны) рядом морфобиологических особенностей (например, окраской оперения у птиц и проч.).

Веттштейн (Wettstein, 1891, 1892 и др.) перенес этот термин в ботанику, придав, однако, ему иной смысл. Названием «сезонный диморфизм» у растений Веттштейн обозначает смену в течение одного и того же вегетационного периода не генераций (поколений) одного и того же вида, а разных (хотя и близко родственных) видов, зацветающих и плодоносящих в различные отрезки вегетационного периода.

Явление это, насколько нам удалось выяснить, впервые было детально описано Кернером (Kerner, 1874, 1882), который, однако, не только называл его иначе («асингамией», т. е. уклонением времени цветения отдельных особей какого-либо вида от времени массового цветения представителей того же вида), но и давал ему принципиально иное толкование, резко отличающееся от концепции Веттштейна, на чем мы более подробно остановимся ниже.

Основные положения своей концепции о сезонном диморфизме у растений, правда во фрагментарной и незаконченной форме, Веттштейн впервые наметил в известной монографии, посвященной секции *Endotricha* Frol. рода *Gentiana* (Wettstein, 1891, 1892). Позднее он дал подробное изложение своих взглядов в специальном сообщении (1895), а также в монографии рода *Euphrasia* (1896) и в других, более поздних публикациях (1901 и др.).

Изучая в течение ряда лет виды *Euphrasia* в природе и в условиях эксперимента, Веттштейн подметил наличие интересной закономерности, выражающейся в том, что в определенных случаях имеются пары близко родственных видов, замещающих друг друга биологически, т. е. развивающихся в различные периоды вегетационного сезона. В этих парах один из видов оказывается рано цветущим (и плодоносящим) — весной и в начале лета, а другой — поздно развивающимся (во второй половине лета и осенью). Например, *E. montana*, по Веттштейну, является рано развивающимся («ранним», или «предлетним») видом, а соответствующая ей (т. е. родственная) *E. Rostkoviana* — поздно развивающимся («поздним», или «позднелетним»); раннему виду *E. coerulea* может быть противопоставлен поздний вид *E. curta* и т. д. Рано развивающиеся виды Веттштейн называл также (по Кернеру) «летними» (Aestivales), а поздно развивающиеся — «осенними» (Autumnales).

Оказалось, что различия между теми и другими видами не ограничиваются только временем цветения и плодоношения, но выражаются и в ряде морфологических особенностей. Так, например, у ранних видов стебель бывает, как правило, простой или слабо разветвленный, с удлиненными немногочисленными междоузлиями, с немногочисленными же и тупыми стеблевыми листьями, с рано [на 2—4 (6)-м узле, считая снизу] закладывающимися первыми цветками и некоторыми другими признаками. В противоположность им поздние виды обладают сильно разветвленным от основания стеблем с многочисленными укороченными сближенными междоузлиями, с большим количеством заостренных стеблевых листьев и развивают первые цветки в более высокой зоне — обычно на 6—12-м узле.

Веттштейн, не ограничиваясь этими наблюдениями, культивировал в течение ряда лет в одинаковых условиях растения как ранних, так и поздних (названных выше) видов рода *Euphrasia*. И те и другие при этом полностью сохранили свои характерные особенности, которые, таким образом, следует считать наследственно закрепленными. Помимо рода *Euphrasia*, наличие ранних и корреспондирующих им поздних видов было установлено у ряда других родов, как например у *Gentiana*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*.

Останавливаясь на причинах возникновения сезонно-диморфных видов, Веттштейн дает этому явлению (применительно к видам *Euphrasia*) следующее объяснение. Предками сезонно-диморфных видов, как естественно предположить, должны были бы быть летнецветущие («средние») виды. [1] При развитии земледельческой культуры — именно регулярного укоса лугов — эти виды оказались в своеобразных биоэкологических условиях. С одной стороны, их угнетал мощный летний луговой травостой, с другой — регулярное скашивание лугов. В этих условиях плодоношения стали достигать лишь особи, которые цвели или слишком рано — до максимального развития травостоя, или слишком поздно — после укоса луга, когда таким путем устранялось угнетающее влияние травостоя. Вследствие отбора, действовавшего в одном и том же направлении в течение весьма продолжительного времени, возникли наследственно закрепленные ранние и поздние расы (в понимании Веттштейна — виды). Однако эти «средние» виды, как отмечает Веттштейн, фактически известны лишь для очень немногих случаев. Чаще же всего родоначальниками сезонно-диморфных видов приходится считать виды с поздним цветением и плодоношением.

В 1895 г. была опубликована большая работа пражского ботаника Штернека (Sterneck), посвященная роду *Rhinanthus* (*Alectorolophus*) и выполненная автором по предложению Веттштейна. Во вводной части к этой работе Штернек подробно останавливается на обнаруженных им в пределах названного рода «параллельных» видах (групп Aestivales и Autumnales) и указывает их характерные, отмеченные нами выше, морфобиологические отличия. При этом Штернек обращает внимание на большую сложность вопроса о систематическом положении рано и поздно цветущих рас. Главное затруднение он усматривает в отсутствии во многих случаях сколько-нибудь выраженных ареалов у этих рас. Поэтому Штернек хотя и считает возможным описание последних в качестве видов, но подчеркивает, что здесь мы имеем дело с очень молодым видообразованием.

---

[1] В данном случае уже можно говорить о триморфизме видов.

Вопросы сезонного диморфизма видов получили в особенности детальное освещение в известных работах О. В. Баранецкого (1903), В. Н. Хитрово (1907 и др.), Н. В. Цингера (1913 и др.), а в более позднее время в работах венгерского ботаника Шо (Soo, 1926—1927, 1929) и С. В. Юзепчука (1955), на которых мы и остановимся более подробно.

Хитрово являлся горячим приверженцем концепции Веттштейна. Однако, будучи в то же время превосходным полевым наблюдателем, он не мог не заметить, что построения Веттштейна, на первый взгляд кажущиеся столь стройными и убедительными, далеко не всегда оправдываются фактическим положением вещей: в природе сезонные виды нередко буквально «тонут» в массе переходов между ними и связаны друг с другом, по выражению Хитрово (1907 стр. 22), «всеми возможными переходами». Увлеченный идеей Веттштейна, Хитрово заявил, что он принимает эти («сезонные») виды, но считает, что определение их наталкивается на большие затруднения только в том случае, если руководствоваться, как выражается Хитрово, «старым методом» определения отдельных растений. Этот старый метод Хитрово предложил заменить новым методом определения не отдельных растений, а проб с последующей статистической обработкой получаемых при этом цифр. Хитрово писал (там же, стр. 25): «Если мы возьмем „пробу“ из 100, 1000 и т. д. особей, растущих подряд в одной местности, мы можем, анализируя признаки особей, составить кривые колебания количества признака». Подобного рода кривые, по Хитрово, и будут характеризовать отдельные виды *Euphrasia*, играя роль «морфологического признака».

Хитрово далее высказывает уверенность, что при таком методе никого не смутит то обстоятельство, что в ряде случаев придется относить к разным видам особи, не отличимые морфологически, ибо вопрос о принадлежности данной особи к тому или иному виду решается, согласно новому методу определения, предложенному Хитрово, не на основании признаков отдельных растений и определения последних, а на основании «статистической характеристики проб» и определения этих проб. Поясним сказанное примерами определения видов рода *Euphrasia*, заимствованными нами из Хитрово. Руководящим признаком при обработке проб Хитрово принимает высоту основания соцветия, сообразно чему результаты обработки проб он дает в следующем виде (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Характеристика пробы № 1

Самый нижний узел с цветками	8-й	9-й	10-й	11-й	12-й	13-й	14-й	15-й
Число особей	1	11	18	14	3	4	1	1

Определение: осенний вид (*E. curta* Fries).

Таблица 2

Характеристика пробы № 2

Самый нижний узел с цветками	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	11-й	12-й	13-й	14-й
Число особей	1	8	28	30	38	12	7	4	1

Определение: летний вид (*E. praecurta* Chitrovo).

Как видно из приведенных данных, определение видов с применением «нового метода», вопреки заверениям автора метода, в ряде случаев практически невозможно. В самом деле, возьмем, например, растения, у которых самый нижний узел с цветками — 10-й. Таких растений в первом случае насчитывается 18 (более 30%), а во втором случае — 38 (около 30%). Таким образом, до 30% растений в обеих пробах оказываются не различимыми, если основываться на «руководящем» для различения видов признаке, предложенном Хитрово.

Нельзя не обратить внимания и на то обстоятельство, что ряд сезонных видов Хитрово если и распространен далее «гербария автора вида», то все же ограничивается чрезвычайно узкой территорией порядка старого уезда или менее того. Но Хитрово и здесь нашел выход для подкрепления целесообразности (по его мнению) выделения сезонных видов. Он заявил, что так как виды *Euphrasia* не обладают никакими приспособлениями к распространению семян, то во всяком сколько-нибудь изолированном местонахождении «в маленьком виде» идет самостоятельный процесс видообразования. Не говоря уже о неопределенности понятия «всякое сколько-нибудь изолированное местонахождение», следует заметить, что Хитрово в данном случае совершенно упустил из виду такой мощный фактор распространения семян, как разнос их дождевыми и вешними потоками, с помощью которых семена *Euphrasia* могут разноситься, очевидно, далеко за пределы мелких «сколько-нибудь изолированных местообитаний» (хотя прямых опытов в этом отношении, насколько нам известно, не проводилось).

Таким образом, Хитрово, поставив себе задачу детально обосновать высказывания Веттштейна, в сущности говоря, оказал последнему плохую услугу, поскольку он со всей очевидностью показал (независимо от того, хотел он этого или не хотел), что сезонно-диморфные виды Веттштейна лишены ареалов и связаны столь многочисленными переходами, что определение их становится затруднительным, а во многих случаях (см. выше) и невозможным.

По-иному к концепции сезонно-диморфных видов подошел Баранецкий, опубликовавший в 1903 г. критический разбор основных работ Веттштейна по этому вопросу. Что на скашиваемых угодьях могут расти лишь такие однолетние растения, которые или отцветают до покоса, или развиваются только после него, Баранецкий считает само собой понятным, как вполне вероятным, по его мнению, является и то, что периодическое из года в год скашивание травостоя способствовало фиксированию подобным образом развивающихся форм. Но необходимо еще выяснить главный вопрос, каким путем первоначально возникли эти формы?

Веттштейн указывает на главную роль в данном случае длительного отбора мелких индивидуальных отклонений во времени цветения. Однако если это положение применить к основному источнику возникновения сезонно-диморфных видов — именно к поздно цветущим видам, то получается противоречие. В самом деле, если у особей вида, растущих на местах, подвергавшихся воздействию регулярного скашивания, стала бы проявляться наклонность к более раннему цветению, то тогда все именно эти раньше зацветающие особи прежде всего подверглись бы уничтожающему действию скашивания. То же должно было бы произойти и с рано цветущими особями, если они (полностью или частично) постепенно переходили бы к более позднему цветению.

«Таким образом, — пишет О. В. Баранецкий (1903, стр. 4), — если агентом подбора должно быть скашивание угодий в определенное время

года, то при условии мелких индивидуальных вариаций этот агент не только не может способствовать, а, напротив, решительно препятствует образованию весенней формы из осенней, или наоборот. Автор (т. е. Веттштейн, — *И. В.*), впрочем, и не говорит, чтобы механизм процесса образования диморфных форм под влиянием покосов был именно такой, но механизм этот он ближе и не выясняет, а формулирует лишь свое представление об этом».

Далее Баранецкий обращает внимание на то обстоятельство, что формы, очень близкие к диморфным видам Веттштейна, встречаются и в областях, где никогда не имело место периодическое скашивание лугов, например в горах средней Европы. Следовательно, приходится допустить возникновение этих форм (видов — в смысле Веттштейна) и вне влияния отбора путем скашивания. Предположение же о том, что эти альпийские виды (типа сезонно-диморфных) поднялись в горы со скашиваемых в долинах низменных рек лугов (места «их возникновения»), вряд ли может быть принято всерьез.

Н. В. Цингер (1913) занялся проверкой вопроса о сезонно-диморфных видах в связи с возражениями Баранецкого. Со свойственной ему тщательностью и глубиной проработки материала Цингер провел замечательные исследования (полевые наблюдения и эксперименты) над сезонными видами *Rhinanthus major* s. l. на травянистых лугах в центральной Польше. Экспериментальная культура растений этих видов подтвердила правильность выводов Веттштейна о наследственной их закрепленности. Они, по словам Цингера, обнаружили полное постоянство своих морфологических и биологических различий. При этом Цингер отметил, что отличия эти присущи почти исключительно вегетативным органам (ветвистость, число стеблевых узлов и т. п.) и обусловливаются разницей в продолжительности жизни. Последняя же в свою очередь определяется временем до скашивания луга, на котором растет погремок.

Останавливаясь на критических замечаниях Баранецкого, Цингер пишет, что если предполагать, что луга в Западной Европе косили всегда в то же время года, как и теперь, то «нельзя не согласиться с Баранецким и не признать его доводов основательными» (цит. соч., стр. 188). Но, по мнению Цингера, в старину в Западной Европе луга косили один раз в год, причем сравнительно поздно. С переходом же к более интенсивному ведению хозяйства стало все более и более практиковаться двухкратное скашивание лугов. В частности, на Висле (в районе, где работал Цингер) луга скашивались два раза в год: первый раз во второй декаде июня, второй — в первой половине августа. Но на лугах, занимающих низкие берега р. Вепржа, первый укос производится на 10 дней раньше, так как около 10 июня эти луга во время так называемых «свентоянских разливов» заливаются водой. Однако, кроме таких, скашиваемых дважды за сезон, лугов, в этой местности имеются и луга, скашиваемые только один раз, причем одни из них косят в конце июня перед уборкой хлебов, а на других весной пасут скот, затем дают траве подрасти и косят уже во второй половине июля после уборки ржи. Словом, в этом отношении, как и следовало ожидать, наблюдается большая пестрота даже в одной и той же узко ограниченной местности. Схема Веттштейна в данном случае оказывается слишком упрощенной, основанной, очевидно, на недостаточном знакомстве его с действительными сроками скашивания и вообще с разнообразными хозяйственными формами эксплуатации лугов в средней Европе в конце XIX в.

По Цингеру, Веттштейн не привел достаточных данных для решения вопроса о том, какого же характера были те уклонения, отбор которых якобы привел к образованию сезонных видов. Сам Цингер констатировал, что виды погремка являются очень пластичными, они обладают способностью к очень растянутому цветению и чутко реагируют на изменение сроков сенокошения. При этом, по его наблюдениям, особи, рано зацветающие (по сравнению с особями, зацветающими в средние для данного вида погремка сроки), обладают всеми особенностями «ранних видов» (слабо разветвленный стебель, малое число и притом удлиненных междоузлий и т. д.). Наоборот, особи, зацветающие сравнительно поздно, демонстрируют признаки «поздних видов». Вместе с тем даже небольшие колебания в сроках сенокошения уже находят свое отражение в структуре растений погремка. Так, например, весенний «ранний вид» *Rhinanthus vernalis*, по Цингеру, на лугах, скашиваемых на Висле в обычное время, имеет, как правило, 6 пар листьев, на лугах по Вепржу (скашиваемых на 10 дней раньше) — 5 пар, а на лугах, скашиваемых в конце июня, — 7 пар. Цингер (да и другие исследователи) не проследил, однако, наследственности подобного рода колебаний, т. е. наследственности интересующих нас особенностей рано и поздно зацветающих особей в пределах одного и того же вида (понимая в данном случае вид в узком смысле слова).

В результате своих, в общем обширных и глубоких, исследований Цингер пришел к следующим выводам: 1) Веттштейн не дал достаточно ясной картины происхождения своих сезонно-диморфных видов; 2) последние не должны рассматриваться в качестве видов, их следует считать подвидами,[1] возникшими в результате приспособления к условиям хозяйственной деятельности человека путем отбора; 3) за первоначальную, исходную для этих «культигенных» подвидов расу следует принять, в согласии с Веттштейном, «поздний» вид — *Rh. montanus*.

Таким образом, Цингер, как и Хитрово, выступив в качестве горячего адепта концепции Веттштейна, по существу нанес ей новый удар, отказавшись признать сезонно-диморфные расы в качестве видов и показав «расплывчатость» последних по главнейшим особенностям, привлекаемым в целях обоснования их видовой самостоятельности.

Исследованиями и критическими высказываниями в адрес Веттштейна была серьезно поколеблена правомочность его построений, касающихся сезонно-диморфных видов, и была создана основа для коренного пересмотра этого вопроса. Выполнение этой задачи было начато венгерским ботаником Шо (Soo, 1926—1927, 1929). Шо, изучив вопрос о сезонном диморфизме в родах *Rhinanthus* и *Melampyrum*, пришел к выводу, что при свойственной представителям этих родов растянутости цветения наличие «сезонных» рас имеет место и в растительных группировках, никогда не подвергавшихся регулярному сенокошению, и обусловливается преимущественно местными экологическими или эколого-географическими факторами. Он считает термин «сезонный диморфизм» применительно к растениям неудачным и предлагает интересующему нас явлению дать название «псевдосезонный полиморфизм», причем вводит такие обозначения для расы, как «кустарниковая», «луговая», «полевая», «предгорная», «альпийская» и др.

В отношении «классического» объекта, на котором Веттштейн прежде всего пытался обосновать свою концепцию о сезонно-диморфных видах,—

[1] Этого же мнения придерживался и С. С. Ганешин (1916) применительно к *Melampyrum*. Близкую к этому позицию занимал Бларингем (Blaringhem, 1907), предложивший считать сезонно-диморфные виды Веттштейна «жорданонами».

именно рода *Euphrasia* — весьма интересные соображения были высказаны монографом наших очанок С. В. Юзепчуком, много лет занимавшимся изучением этой своеобразной и одной из наиболее сложных в систематическом отношении групп растений. В своей капитальной обработке рода *Euphrasia* для «Флоры СССР» С. В. Юзепчук (1955) подробно останавливается на рассмотрении сезонных видов этого рода и приходит к следующему, совершенно справедливому, с нашей точки зрения, выводу: «Наблюдения, однако, показывают, что подобные схемы. . . являются для соответствующих видов очанок нашей флоры скорее абстрактными (теоретическими) построениями и что никаких границ между упомянутыми сезонными формами [1] здесь в действительности по б. ч. не наблюдается. Так, на очень поздно скашиваемых лугах весенние расы непосредственно сменяются летними и как бы сливаются с ними; на нескашиваемых местах летние расы неотделимы от осенних и т. п.» (цит. соч., стр. 559).

Ниже Юзепчук пишет, что Веттштейн «на практике отделял в качестве особых видов лишь наиболее резко выраженные формы, на самом деле представляющие непрерывный ряд асингамных форм» (от чего Веттштейн предпочел по существу отмахнуться, — *И. В.*).

Выше мы останавливались на исследованиях Кернера, касающихся предмета нашего изложения. В дополнение к этому отметим, что Кернер, будучи непосредственным предшественником Веттштейна в интересующем нас вопросе, изучал уклонения во времени цветения отдельных особей от времени массового цветения вида в данной местности. При этом он установил, что у уклоняющихся особей имеются и другие морфобиологические особенности, связанные с удлинением (для относительно поздно зацветающих индивидуумов) или укорачиванием (для относительно рано зацветающих растений) вегетационного периода. Эти особенности оказались идентичными отличительным признакам сезонно-диморфных видов, позднее описанных Веттштейном. Принимая, что изученное им явление (которому он дал название «асингамия») имеет значение для видообразования, Кернер, однако, трактовал это иначе, нежели Веттштейн. Кернер считал, что асингамия при расселении растений из данной области (зоны, пояса) в другие географические зоны (пояса) создает известные благоприятные предпосылки для действия отбора. Так, в более высоких поясах (с укороченным периодом вегетации) преимущества получают рано зацветающие формы, а в более низких или вообще в районах с продолжительным вегетационным периодом все условия для нормального развития получают поздно зацветающие формы. Веттштейн же стремился показать, что в условиях одного и того же географического района и даже, в сущности говоря, при одних и тех же экологических условиях могут возникать и сосуществовать различные виды, близко родственные друг другу. В данном случае существует, как мы видим, «дистанция огромного размера». У Кернера вид понимается как географическое явление, у Веттштейна ясно обнаруживается тенденция признавать за самостоятельные виды все растения, хотя бы и очень близкие по сродству и рядом растущие, но обладающие определенным, наследственно передающимся признаком.

Близкую к Кернеру позицию занимал Краузе (Krause, 1909). Краузе считал гипотезу Веттштейна недостаточно обоснованной, а применение названия «сезонный диморфизм» неправильным (последнее он рекомендовал заменить названием «гетерохронность», или «амфихронность», цветения). Изучая особенности видов группы родов по вертикальному профилю,

[1] Отметим, что Юзепчук избегает в данном случае называть эти формы видами, что опять-таки нельзя не признать вполне обоснованным.

Краузе пришел к выводу о справедливости мнения Кернера и нашел, что в высокогорьях обитают исключительно рано цветущие (весенние) виды, а в среднегорных — летние. Так как при таянии снегов (обильных в высокогорьях) ежегодно в крупных масштабах происходит снос семян (плодов) сверху вниз, в долины (чего не дооценил Хитрово, см. выше), Краузе высказал предположение, что рано зацветающие весенние виды, например *Euphrasia*, являются не чем иным, как экземплярами этих высокогорных видов, занесенных в долины из высокогорий. К сожалению, это высказывание Краузе не проверено детальными морфобиологическими исследованиями, построенными в вертикальном разрезе (по горному профилю).

На основании всего изложенного нельзя не прийти к заключению, что концепция Веттштейна о сезонных видах не может считаться достаточно обоснованной и нуждается в коренном пересмотре. Однако это возможно только при условии организации полевых наблюдений и экспериментальных исследований прежде всего в условиях широкого горного профиля, ввиду хорошей выраженности «сезонного полиморфизма» видов именно в горах. Основным недостатком большинства предыдущих исследований как раз и было то, что они проводились только на скашиваемых лугах в пределах какой-либо одной равнинной, небольшой по территории и однообразной по климатическим условиям, местности. Повторение этих неудачных работ было бы, безусловно, мало эффективным.

Литература

Баранецкий О. В. 1903. Выдающиеся явления в новейшей литературе о дарвинизме. Киев.

Ганешин С. С. 1916. Сезонные расы Melampyrum nemorosum L. Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 16.

Хитрово В. Н. 1907. К систематике некоторых видов рода Euphrasia, обитающих в России. Тр. Ботан. муз. Акад. наук, 3.

Цингер Н. 1913. Подвиды Alectorolophus major Rchb., живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры, и их происхождение путем естественного отбора. Тр. Тифл. ботан. сада, 12, 2.

Юзепчук С. В. 1955. Род Очанка — Euphrasia L. Флора СССР, 22. Изд. АН СССР, М.—Л.

Blaringhem L. 1907. Mutation et traumatismus. Bull. scient. France et Belgique, 41.

Kerner A. 1874. Vorläufige Mitteilungen über die Bedeutung der Asyngamie für die Enstehung neuer Arten. Ber. Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck, 4.

Kerner A. et J. 1882. Schedae ad floram exsiccatam austro-hungaricam, 2. Vindobonae.

Krause H. L. 1909. Uber Saisondimorphismus und Amphichronismus. Naturwiss. Wschr., 8.

Soo R. 1926—1927. Systematische Monographie der Gattung Melampyrum. Fedde's Repert., 23.

Soo R. 1929. Die mittel- und südosteuropeischen Arten und Formen der Gattung Rhinanthus. Fedde's Repert., 26.

Sterneck J. 1895. Beitrag zur Kenntnis der Gattung Alectorolophus. Oesterr. bot. Ztschr., 45.

Wettstein R. 1891, 1892. Die Arten der Gattung Gentiana aus der Section Endotricha Fröl. Oesterr. bot. Ztschr., 41, 11; 42, 1—7.

Wettstein R. 1895. Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunct für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. Ber. Deutsch. bot. Ges., 13.

Wettstein R. 1896. Monographie der Gattung Euphrasia. Leipzig.

Wettstein R. 1901. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, 70.

Ал. А. ФЕДОРОВ

ТЕРАТОГЕНЕЗ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФОРМО- И ВИДООБРАЗОВАНИЯ У РАСТЕНИЙ

За последнее время в области тератологии растений накапливается все больше и больше фактов, свидетельствующих о том, что аномальные уклонения в строении растительных организмов, рассматриваемые в сравнительно-морфологическом аспекте, не только помогают понять возникновение тех или иных структурных особенностей в процессе эволюции, но также представляют значительный интерес для филогенетических построений. Об этом имеются вполне веские заключения в работах Н. П. Кренке (1928, 1933—1935, 1950), Б. М. Козо-Полянского (1936а, 1937а, 1937б), В. Л. Рыжкова (1939, 1941, 1954) и А. Л. Тахтаджяна (1943, 1948, 1954).

В ряде наших работ (Федоров, 1947а, 1947б, 1949, 1950, 1951, 1954, 1956) мы также неоднократно пытались развить указанные соображения на основе анализа аномальных структур ряда растений.

Мысль о том, что изучение так называемых «уродств» у растений не должно считаться праздным делом, была высказана еще П. С. Палласом, который писал, что «уродства» у растений не «игра природы», а явление вполне закономерное. По этому поводу Паллас заметил, что «природа соблюдает, как кажется, известные закономерности даже в самих своих ошибках» (Pallas, 1772, цит. по Райкову, 1947, стр. 28). По утверждению К. Ф. Вольфа (Wolf, 1759, цит. по Райкову, 1947, стр. 92), «уродства» — это своего рода «попытки» природы, а не случайность и они «подчиняются тем же законам. . . что и нормально образованные организмы».

Известно, что Галлир (Hallier, 1905) построил свою гипотезу о происхождении цветка у покрытосеменных растений на основе изучения терат водосбора (*Aquilegia*). Он пишет: «Возможность использования уродств в эволюционной морфологии и систематике растений еще далеко не исчерпана» (стр. 272).

Автор общеизвестной сводки по тератологии растений Пенциг (Penzig, 1921—1922) полагал, что «какими бы странными аномалии ни казались, они следуют тем же морфологическим правилам, которые обусловливают форму нормальных образований» (стр. 20).

Ценные мысли о важности изучения аномальных отклонений типа атавизмов содержатся в труде Ч. Дарвина «Пангенезис», в котором великий естествоиспытатель уделил значительное внимание различным случаям возврата растений к прежним структурным особенностям (Дарвин, 1871, цит. по 1951б). Значение атавистических явлений для морфологии растений в свое время было подчеркнуто также Эмери (Emery, 1902) и Плате (Plate, 1910). Большее внимание разбору терат и их истолкованию уде-

ляли также Декандоль (De Candolle, 1841), Годрон (Godron, 1871), Виганд (Wigand, 1887), Шильберский (Schilberzky, 1893), Ван-Тигем (1895), Б. М. Козо-Полянский (1936б), А. Л. Тахтаджян (1954) и многие другие авторы.

Специально по вопросу о роли явлений фасциации в формировании признаков растений в процессе онто- и филогенеза имеются высказывания в ряде специальных работ (Nestler, 1894; Worsdell, 1905; Knox, 1908; Bausor, 1937; White, 1948; Snijders, 1953, и др.). Некоторые исследователи полагают, что фасциация как некая особенность в структуре растений могла послужить основой для создания ряда сортов культурных растений (Комаров, 1931; Филов, 1948; Жуковский, 1950). Та же мысль звучит в работах Т. И. Лебедевой (1949), Д. Ф. Петрова (1951), М. Ф. Даниловой (1951, 1952) и ряда других авторов (Krishnamurthi a. Subramanian, 1953; Becker-Dillingen, 1954; Mertens a. Burdick, 1954).

Как хорошо известно, сведения о многих тератологических явлениях и различные попытки осмыслить эти факты с общебиологических позиций содержатся не только в капитальных сводках по тератологии растений (Moquin-Tandon, 1841; Masters, 1869; Abel, 1910; Vüillemin, 1926; Penzig, 1921—1922; Harrison, 1952), но и в ряде работ по морфологии растений (De Candolle, 1827; Velenovsky, 1910; Glück, 1919; Goebel, 1933; Troll, 1937). Следует, однако, отметить. что не все специалисты — морфологи или тератологи, придерживаются положительной точки зрения в отношении значения терат для различных теоретических построений. Так, Томас (Thomas, 1936) предостерегает от всякого рода заключений в области морфологии на основе изучения терат. Он вообще отрицает возможность использования данных тератологии для выяснения природы нормальных морфологических структур и не придает аномалиям познавательного значения. Подобной же точки зрения придерживается Арбер (Arber, 1931), хотя она и не высказывается в этом отношении в столь категорической форме. Впрочем, еще Мэстерс (Masters, 1869), вопреки многим фактам, полагал, что уродства не представляют интереса в общебиологическом смысле.

Своеобразную концепцию развивает М. А. Розанова (1930), которая считает, что «наблюдаемые отклонения (в строении растений, — *Ал. Ф.*) имеют лишь значение для выяснения происхождения отдельных органов, но не для выяснения филогении» (стр. 33).

Б. М. Козо-Полянский (1936а) указывает, что «отрицательное отношение многих ботаников к тератологии, как базе морфологии, общеизвестно. Мотивы такой оценки обычно не освещаются. . . По нашему мнению, это плоды диктатуры „величайшего догматика“ Гебеля» (стр. 58).

За ряд последних лет, видимо, «диктатура» Гебеля (Goebel, 1896) подвергалась значительному пересмотру и переоценке. Не говоря уже о мнениях, высказанных различными специалистами (см. выше) в пользу фактов тератологии, появились довольно крупные работы, рассматривающие вопрос об экспериментальной тератологии и тератогении (Bogdansky, 1950; Chouard, 1953; Chadefaud, 1953, и др.). В этих работах фактам тератологии отведено достаточно почетное место в общей системе научных исследований в области морфогенеза растений.

Основная мысль о значении тератологических явлений для познания процессов морфогенеза растений хорошо сформулирована Н. П. Кренке (1933—1935). Последний считал, что тераты являются уклонениями формообразовательного значения, а не случайными уродствами. Однако это (по Кренке) справедливо лишь в том случае, когда названные уклонения удовлетворяют следующим четырем основным положениям: «1) эти

отклонения, при просмотре их в массовом количестве, укладываются в естественные непрерывные морфологические ряды; 2) формы, принимаемые как нормальные, оказываются членами указанных рядов; 3) частота означенных уклонений не одинакова в разных систематических единицах. Крайним положением это будет тогда, когда — 4) отклонения в одной естественной систематической единице являются характерными и систематическими признаками другой родственной единицы» (стр. 48—49).

По мнению В. Л. Рыжкова (1941), «всякое уродство представляет собой результат развития в атипичных условиях и с атипичными предпосылками. Оно является нарушением типического хода развития, и потому имманентные закономерности в области тератологии не могут быть ни чем иным, как законом развития. . . В этом и состоит исключительное принципиальное значение тератологии, и это превращает самую тератологию в главу механики развития» (стр. 128).

Полностью разделяя эти положения, мы полагаем, что использование данных тератологии, во-первых, весьма важно для познания изменчивости видов растений как основы формо- и видообразовательного процесса и, во-вторых, анализ тератологического материала (в сравнительно-морфологическом аспекте) представляется весьма необходимым для решения ряда вопросов филогении. Что касается структурных особенностей некоторых типов терат, то они, несомненно, весьма интересны и перспективны для создания сортов культивируемых (и культурных) растений, что с успехом уже использовано на практике.

Ниже на примерах, взятых для некоторых систематических групп растительного мира (из числа цветковых растений), мы попытаемся показать справедливость высказанных выше положений. При изложении фактического материала нами будут использованы некоторые данные (как оригинальные, так и почерпнутые из литературы) для порядков (и входящих в них семейств) различного филогенетического уровня.

Мы рассмотрим тераты (в их взаимосвязи с нормальными растениями), свойственные следующим порядкам: Ranales. нередко помещаемому в основании некоторых филогенетических систем; Rhoeadales, более или менее тесно связанному с Ranales; Rosales, занимающему по уровню своей эволюционной специализации как бы среднее положение во многих системах, и, наконец, Campanulales, обычно венчающему почти все современные системы филогенетического родства растений. Кроме того, мы намерены использовать имеющиеся у нас фактические данные для таких порядков, как Myricales, Juglandales, Fagales, Polygonales, Urticales, составляющих естественную ветвь в ряде систем, а также Glumiflorae и Plantaginales, первый из коих носит явно дериватный характер, а второй все еще не находит себе постоянного места во многих филогенетических построениях. [1]

Объем настоящей работы не позволяет нам рассмотреть все случаи аномалий или типы терат, свойственные как перечисленным, так и другим многочисленным представителям растительного мира. Однако мы полагаем, что эти ограничения не должны отразиться на ясности общей картины затронутых вопросов. Наоборот, выборочно взятый материал, рассмотренный под определенным углом зрения, позволит более выпукло показать сущность затрагиваемых явлений.

---

[1] Здесь и далее наименования порядков даны по системе Энглера (Engler u. Gilg, 1919) с изменениями, принятыми во «Флоре СССР».

Особое значение мы придаем иллюстративному материалу, который без лишних слов ясно передает сущность дела.[1]

Подавляющему большинству видов растений свойственны явления изменчивости признаков, являющихся характерными особенностями структуры растительных организмов. Известно также, что амплитуда изменчивости одних растений может быть сравнительно ограниченной, других — весьма широкой.

До недавнего времени считалось, что изменчивость зависит от эволюционной древности организмов или, наоборот, от их «молодости». Некоторые специалисты (Гроссгейм, 1939, 1940) полагали, что многие третичные реликты, как правило, обладают большей константностью своих признаков, чем виды, возникшие в поздние геологические эпохи. Однако за последнее время скопилось довольно много данных, свидетельствующих о том, что и реликтовые растения нередко столь же вариабильны в своих признаках, как и многие другие виды, не являющиеся реликтами (Федоров, 1948; Кулиева, 1956).

Бесспорным все же остается тот факт, что одни растения, независимо от их возраста и эволюционного уровня, обладают меньшей изменчивостью своих признаков и что другие, наоборот, весьма полиморфны.

Большинство исследователей признает, что генеративные органы растений (цветки и плоды), как правило, менее изменчивы, чем органы вегетативной сферы (стебли и листья). Это положение, в общем правильное и предполагающее значительную консервативность признаков, например, цветка, требует известного пересмотра.

Картина изменчивости отдельных видов растений не всегда может быть выявлена с достаточной полнотой вследствие преимущественного использования ботаниками-систематиками гербарного материала. Но как только исследователь обращается к живой природе, ему неизбежно приходится сталкиваться с весьма большим разнообразием значительного числа растений.

Недостаточное знание амплитуды изменчивости видов растений, в том числе и различных аномалий в структуре ряда органов, ведет, во-первых, к неточному (и даже напрасному) описанию уклоняющихся форм в качестве самостоятельных видов (Комаров, 1944) и, во-вторых, иногда влечет за собой признание за отдельные видовые единицы настоящих терат. В этом отношении характерным является описание С. С. Щегловым в качестве особого вида *Echinospermum cymosum* Sctschegl., впоследствии переименованного Б. А. Федченко в *Lappula cymosa* (Sctschegl.) B. Fedtsch. В своей обработке *Boraginaceae* для «Флоры СССР» (т. XIX, 1953) М. Г. Попов обратил внимание на то, что указанный вид по своему существу не что иное как аномалия, вызванная грибным заболеванием.

Аналогичная попытка была сделана Фрисом (Fries, 1842), описавшим в качестве особого вида *Menyanthes paradoxa* Fries, который также является типичной аномалией обыкновенного *M. trifoliata* L.

Подобные случаи происходят отчасти потому, что в подавляющем большинстве работ по систематике растений тератологические уклонения весьма редко учитываются, подробно не анализируются и не сопоставляются с нормальными особенностями растений. Считается, что аномалии (в частности, у дикорастущих видов) встречаются сравнительно редко

---

[1] Весь иллюстративный материал, приведенный в данной статье, ранее не был опубликован и является вполне оригинальным.

и для систематики не имеют особого значения. Однако данные тератологической литературы, равно как и непосредственные наблюдения в природе, свидетельствуют о том, что аномалии вовсе не являются такой редкостью и поэтому они должны быть приняты во внимание при изучении степени и процесса изменчивости растений. Это тем более важно учесть, так как некоторые типы аномальных структур, редкие для одних видов, гораздо чаще представлены у других или оказываются нормальными особенностями их структуры. Как уже сказано, те особенности, которые нередко считаются уродствами, на самом деле не являются таковыми.

По этому поводу Дарвин писал: «Уродства так незаметно переходят в простые вариации, что их невозможно разграничить» (изд. 1939 г., стр. 275) и что «на протяжении длинных промежутков времени среди миллионов особей, выращенных в одной и той же стране, почти на одинаковой пище, появляются уклонения в организации, настолько резко выраженные, что они заслуживают названия уродств, но нет возможности провести какую-нибудь определенную черту между уродствами и менее значительными изменениями» [изд. 1951 г. (а), стр. 642].

Таким образом, еще Дарвин поставил вопрос о том, что между признаками нормальной изменчивости растений и аномалиями по существу нет принципиальных различий.

Какие же аномалии или тераты должны быть приняты во внимание при изучении изменчивости растений, и какие из них имеют то или иное формообразовательное значение?

На основе изучения ряда указанных явлений, а также по данным, имеющимся в обширной тератологической литературе, мы считаем, что среди типов аномалий, важных с этой точки зрения, прежде всего должны быть названы: 1) махровость цветка; 2) фасциация (цветка, плода и осевых органов — соцветия и стебля); 3) пролификация (цветка и цветоложа у соцветий-антодиев), 4) «ветвистость» ряда типов соцветий и многие другие уклонения от нормы.

Махровость цветков, заключающаяся в численном умножении лепестков или лепестковидных органов и естественно проявляющаяся у многих растений в природе, послужила в прошлом и служит в настоящий момент основой для создания колоссального числа сортов культурных растений. Махровость — явление весьма сложное. Она не всегда оказывается следствием «петализации» тычинок (De Candolle, 1827, 1841) или «хоризой» (расщеплением) лепестков (Маевский, 1886), но в той или иной степени связана с фасциацией, пролификацией или целым комплексом других аномальных видоизменений цветка (Ал. А. Федоров, 1954).

Значительная часть случаев махровости хорошо разобрана в уже цитированных общих сводках по тератологии, а также освещена в специальных исследованиях Ч. Дарвина (изд. 1910), П. Ф. Маевского (1886), В. Х. Тутаюк (1952) и в ряде других (Chellenger, 1955).

Махровость может быть частичной, или неполной (несовершенной), что характерно преимущественно для дикорастущих видов растений, и полной (или совершенной), которая свойственна лучшим сортам культурных декоративных видов (Маевский, 1886; Тутаюк, 1952).

Необходимо также различать махровость истинную, свойственную отдельным цветкам, и махровость ложную, представленную, например, у сем. Сложноцветных (Decaisne, 1885). В последнем случае так называемые махровые корзинки-антодии формируются не за счет увеличения числа долей венчика, а в результате превращения (полного или частичного) трубчатых цветков в язычковые или воронковидные. В то же время у не-

которых Сложноцветных отмечен лепестковидный метаморфоз тычинок, т. е. истинная махровость (Prell, 1954). Нам лично также привелось наблюдать настоящую махровость отдельных цветков у цинерарии (*Senecio cruentus* DC.), о чем речь будет ниже (см. стр. 273, табл. XVI).

Махровость, как и другие тератологические явления, может носить регрессивный или прогрессивный характер. Для культурных форм растений, при условии искусственного поддержания человеком полезных для практики аномальных особенностей, некоторые структурные изменения типа реверсий могут служить основой направленного формообразовательного процесса. Это возможно потому, что реверсии хотя и считаются известным возвратом к ранее бывшим структурам, но по своему существу не являются атавизмами в полном смысле этого слова, а имеют признаки известной «модернизации» (Тахтаджян, 1948, 1954), так как полного возврата к прежним особенностям строения теоретически невозможно себе представить без допущения обратного хода эволюционного процесса.

Явлением, противоположным махровости, следует считать утерю цветками лепестков и вообще лепестковидных органов, что обычно обозначается термином «апеталия». Апеталия, свойственная ряду растений в качестве аномалии, нередко является нормой для других видов растений одного и того же рода, близких между собой родов или семейств. Примеров апеталии довольно много, и систематиками описано немало форм, разновидностей и видов цветковых растений, носящих видовой эпитет «apetala».

Фасциация различных частей и органов нередко имеет место как у дикорастущих видов, так и у культурных растений. Фасциация (или срастание) проявляется в том, что при этом происходит разнообразное аномальное слияние осевых (стебли, некоторые типы соцветий) или иных (цветок, плод) органов растения. Как уже отмечено, явления фасциации имеют большое значение в формировании ряда признаков растений вообще и культурных в частности.

Фасциация бывает линейной (ленточной) и радиальной (кольцевой) (Knox, 1908; Ал. А. Федоров, 1954). В первом случае, например, осевые органы растений (стебли) имеют характер плоских (различной ширины) образований, а во втором — приобретают форму пустотелых трубок (рис. 1).

Фасциация ведет, с одной стороны, к образованию весьма уродливых форм растений и сопровождается различными механическими нарушениями нормального роста, а с другой — способна вызывать к жизни своеобразные, иногда весьма совершенные по форме морфоструктуры.

Фасциация цветков и плодов у ряда растений (например, у *Lycopersicon esculentum* Mill.) способствует формированию как уродливых, так и правильных по расположению членов цветка или деталей плода (Данилова, 1951, 1952).

Пролификация (пролиферация) свойственна как цветку, так и соцветию. Это явление, представляющее собой прорастание оси цветка (или цветоложа) и проявляющееся после заложения и нормального развития покровов цветка (равно как и других его частей), иногда называется израстанием, что характерно для агрономической и фитопатологической литературы.

В цветках и соцветиях типа антодиев пролификация может быть как центральной, так и боковой (Маевский, 1886; Crovatto, 1944; Федоров, 1950).

Степень пролификации носит различный характер. Так, вторичные осевые образования могут быть крайне короткими или, наоборот, весьма

длинными. В первом случае пролифицирующий цветок воспринимается как махровый, во втором — аномалия носит облик самостоятельного явления.

Ветвистость, присущая соцветиям типа сложного колоса, сережки или початка, характерна для большого числа растений, обладающих указанными соцветиями. Она заключается в том, что колосовидные или сережковидные соцветия, а также початки в ряде случаев заменяются своеобразными разветвленными образованиями, которые должны рассматриваться в качестве аномалий. Эти уклонения в сторону большей ветвистости возникают или за счет гипертрофии уже имеющихся структурных рудиментов, или в результате проявления скрытых наследственных потенций организмов.

Ветвистость может быть истинной и ложной. Ложной можно назвать расщепление осевых структур, удвоение колосьев и раздвоение цветоложа, что наблюдается, например, у некоторых представителей сем. *Ranunculaceae* (Moczc, 1940) или Злаков (Яковлев и Снегирев, 1954). Истинная же ветвистость, как сказано выше, состоит в появлении настоящих разветвлений оси.



Рис. 1. Типы фасциации стебля у *Campanula medium* L.

а — линейный (лентовидный); *б* — радиальный (круговой). (Ориг.).

Явления ветвистости колоса, сережки и початка, как правило, сопровождаются и другими видоизменениями структуры, в частности отдельных цветков (Федоров, 1955).

В настоящей статье нет возможности рассмотреть причины возникновения многочисленных и разнообразных аномалий. Они, видимо, весьма различны и должны быть проанализированы особо в каждом отдельном случае. Так, Богданский (Bogdańsky, 1950) полагает, что на возникновение аномалий могут влиять следующие факторы: состав света и количество световой энергии; чрезмерное обогащение почвы различными веществами, в том числе и органическими; введение в организм растений некоторых химических веществ; вирусные и грибные заболевания; укусы насекомых; изменения в температуре и влажности воздуха и почвы, а также травматические повреждения различных частей и органов растений. Нередко имеет место комбинированное и одновременное воздействие ряда перечисленных причин или, наоборот, преобладание какого-либо из факторов.

Однако какая бы причина ни являлась толчком к возникновению аномальных структур, основой все же будут служить те наследственные потенции, которые свойственны каждому растительному организму. Можно определенно утверждать, что как бы разнообразны ни были условия среды, их воздействие всегда будет корректироваться внутренними особенностями самих растений (Кожин, 1941). Анализ многих терат показывает, что они разнообразны, но это разнообразие не является бесконечным. С этой точки зрения мысль Клебса (1905) о способности точек роста (цветка или иного органа) производить различные морфоструктуры, интерпретированная позднее в представлении об омнипотенциальности (вернее, тотипотенциальности) точек роста, может быть принята с известной оговоркой. Приведенный ниже фактический материал с очевидностью это подтверждает, так как появление терат подчиняется известным закономерностям, а в самих тератах (в подавляющем большинстве) воспроизводятся структуры, свойственные морфологическим особенностям родственных организмов.

Касаясь интимных биохимических процессов, протекающих в организме растений и в известной степени связанных с их морфологической структурой, следует сказать, что и аномальные видоизменения появляются лишь в том случае, когда нормальный тип обмена у растений оказывается измененным. С этой точки зрения, видимо, прав был Жуайе-Лавернь (Joyet-Lavergne, 1931), который полагал, что энергия и количество света, а также состав его, равно как и различные компоненты субстрата, усваиваемые растением или вводимые различными путями в растительный организм, создают аномальный ход течения биохимических процессов, что в той или иной степени находит свое отражение в структуре растений. Хорошо известно, например, что при воздействии на обмен веществ в растении такими мощными факторами, как колхицин или лучи Рентгена, в потомстве наряду с нормальными особями появляется множество аномалий, которые впоследствии могут оказаться (и оказываются) наследственными формами с иными чертами морфологии, чем у исходных родительских растений. Даже такой сложный вопрос, как выражение пола у живых организмов, стоит в тесной связи с характером обмена веществ (Левитский, 1924—1925а, 1924—1925б; Goldschmidt, 1938).

К сказанному можно добавить, что значительные структурные изменения у растительных организмов могут быть также вызваны воздействием летучих выделений одних растений на другие, что хорошо показано в последнее время Грюммером (Grümmer, 1955).

Тератологические изменения в структуре цветков, относящиеся к явлениям махровости или, наоборот, безлепестности, весьма часто встречаются у многих представителей сем. *Ranunculaceae* (порядок Ranales) и сем. *Papaveraceae* (порядок Rhoeadales).

У Лютиковых наблюдаются как естественно махровые, так и безлепестные формы растений. В случае возникновения аномалий цветка иногда можно видеть, что растения, обладающие хорошо развитым околоцветником, теряют его и, наоборот, безлепестные формы его приобретают.

У Маковых имеют место только естественная и аномальная махровость. Безлепестных форм среди *Papaveraceae*, хотя бы в виде терат, пока не известно.

Сем. RANUNCULACEAE — ЛЮТИКОВЫЕ

Род **Paeonia** L. — **Пеон.**

В СССР встречается около 15 видов этого рода. Представители его характеризуются цветками, состоящими из 5 чашелистиков, 5 лепестков и многочисленных тычинок. У ряда видов число лепестков заметно варьи-



Рис. 2. Полномахровый цветок *Paeonia hybrida* hort. Умноженное число лепестков за счет петализации тычинок и плодолистиков. (Фот. Е. В. Синельникова).

руст и нередко превышает норму. Так, у *Paeonia albiflora* Pall., *P. tomentosa* (Lomak.) N. Busch, *P. anomala* L. и других видов вместо 5 лепестков иногда можно видеть 6, 7 и более. У последнего вида, который носит название «Марьин корень» и широко распространен, например, в Сибири, нам пришлось видеть особи, имевшие по 8—10 лепестков. Такие цветки не были единичным явлением, а встречались у ряда особей, в особенности у обитавших на богатой органическими веществами почве.

Махровость некоторых дикорастущих форм «Марьина корня» происходит за счет петализации тычинок. В ряде случаев удается отметить целую серию переходов от настоящих лепестков к нормальным тычинкам. Более того, у одного из экземпляров *P. anomala* мы видели своеобразные переходные структуры, во-первых, от верхушечных зеленых листьев



Рис. 3. Махровый цветок *Paeonia hybrida* hort. Умноженное число лепестков, частично сохранившиеся тычинки и плодолистики. (Фот. Е. В. Синельникова).



Рис. 4. Махровый цветок *Paeonia hybrida* hort. Умноженное число лепестков за счет полной петализации тычинок. Плодолистики нормальные (Фот. Е. В. Синельникова).

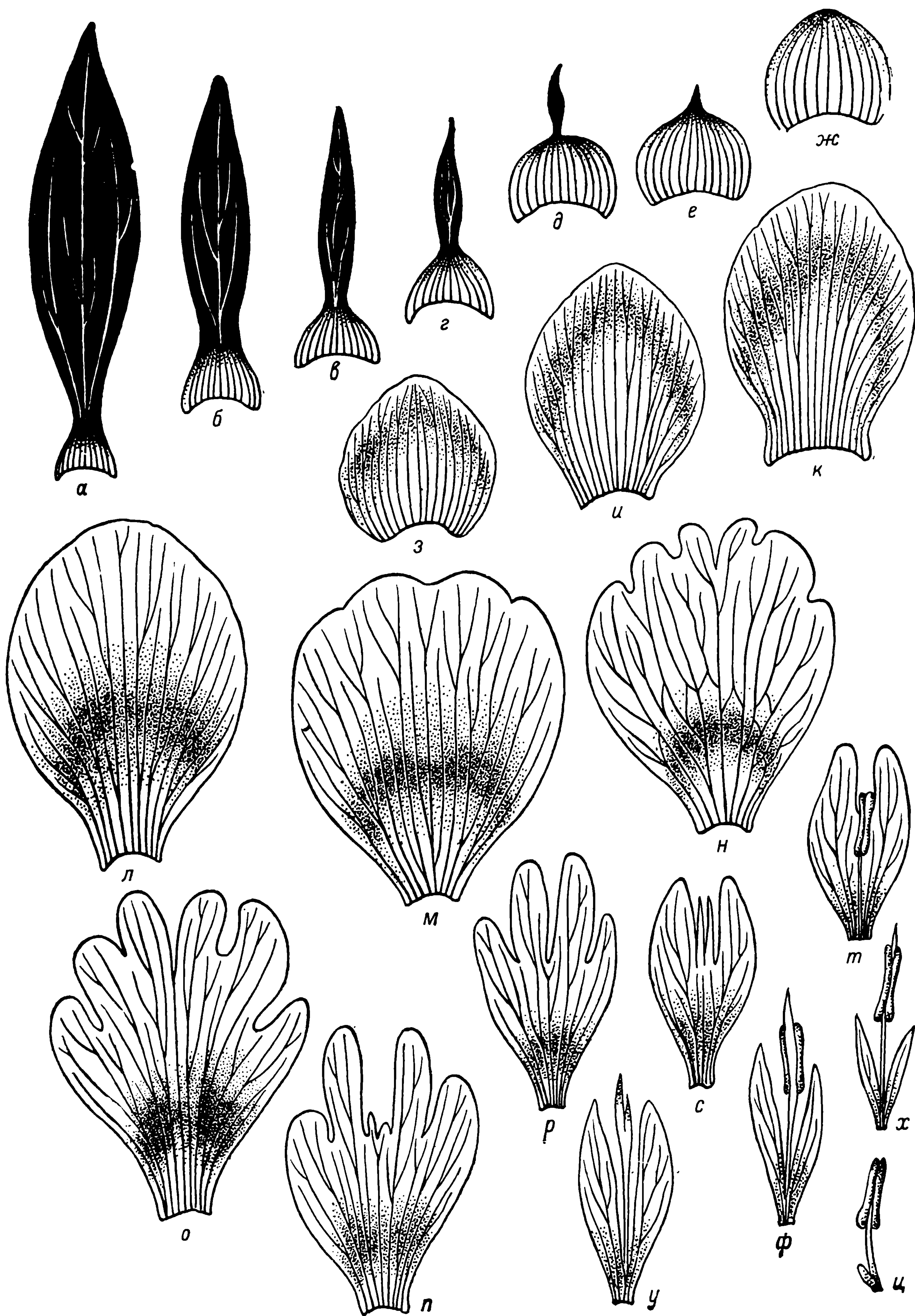


Табл. I. *Paeonia hybrida* hort.

а—е — переход от верхушечных зеленых листьев к чашелистикам; *ж—к* — переход от чашелистиков к лепесткам; *л—ф* — переход от лепестков к тычинкам; *х—ц* — тычинки. (Ориг.).

к чашелистикам и, во-вторых, от типичных чашелистиков к лепесткам.

Колебания в числе членов покровов цветка у дикорастущих видов пеона давно использованы в практике декоративного садоводства. Степень махровости у садовых форм бывает весьма различной и происходит, как правило, за счет петализации тычинок (Маевский, 1886), а также в результате превращения в лепестковидные структуры даже элементов гинецея. Внешне картина махровости у некоторых сортов пеона выражается в том, что вслед за чашелистиками располагается серия ярко окрашенных лепестков, которая сменяется лепестками, окрашенными слабее, потом снова появляются лепестки более интенсивной окраски. Первые суть настоящие лепестки, вторые — петализованные тычинки, а третьи — петализованные плодолистики (рис. 2).

У некоторых сортов (не вполне махровых) все тычинки и плодолистики, а иногда только одни плодолистики, остаются без изменений (рис. 3 и 4).

В особых условиях у садовых пеонов (*P. hybrida* hort.) весьма нередки такие же переходы от верхушечных листьев к чашелистикам, лепесткам и тычинкам (табл. I), как это отмечено выше для «Марьина корня».

Вопрос о связях верхушечных листьев с покровами цветка был в свое время разобран в литературе на примере *P. officinalis* L. (Foster a. Barkley, 1933).

Род Caltha L. — Калужница.

Видам этого рода, встречающимся в СССР, свойствен венчиковидный околоцветник чаще всего из 5 окрашенных листочков и многочисленные тычинки. Иногда у некоторых экземпляров встречаются цветки с увеличенным числом листочков околоцветника. Так, у калужницы болотной (*C. palustris* L.) вместо пятилистного околоцветника иногда появляется 6—7 и более листочков. В их структуре (по наличию рудиментарных пыльников) обнаруживаются переходы от лепестковидных покровов цветка к тычинкам. (табл. 1).

Таблица 1

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Caltha palustris* L.

Место наблюдения	Нормальные (с 5 листочками околоцветника)	С 6	С 7	С 8	С 9
		листочками околоцветника			
Ленинградская обл., Приозерский р-н, окр. с. Отрадное	60	18	10	7	5

Из данных табл. 1 видно, что нормальные цветки составляют $^3/_5$ всего количества исследованного материала, а $^2/_5$ содержит те или иные отклонения от нормы в сторону махровости.

Эти случаи умножения листочков околоцветника наичаще встречаются у особей, растущих на богатой перегноем почве и в условиях избыточного увлажнения. Параллельно указанным изменениям увеличиваются и размеры самого цветка.

Среди видов рода *Caltha* есть такие (*C. polypetala* Hohst.), у которых цветок всегда имеет от 5 до 10 листочков околоцветника, что является его нормальной особенностью и нашло свое отражение в названии.

Ряд аномальных особенностей в строении цветков калужницы болотной отмечен в работе В. К. Дагаевой (1929), а переходные структуры между верхушечными стеблевыми листьями и околоцветником описаны в других публикациях (Stecki, Bogdańsky, 1953).

Род **Trollius L. — Купальница.**

В СССР произрастает 11 видов *Trollius*. У большинства из них имеется двойной венчиковидный околоцветник, состоящий из многочисленных (лепестковидно окрашенных) чашелистиков и лепестков-стаминодиев (рис. 5).

Несколько отвлекаясь от основной темы нашей статьи, отметим, что, видимо, не все лепестковидные образования видов *Trollius* следует признавать за чашелистики. Часть из них, несомненно, настоящие чашелистики, а часть — истинные лепестки. Это тем более вероятно, что у отдельных особей (например, *T. asiaticus* L.) можно видеть постепенные переходы от тычинок к лепесткам-стаминодиям, от них к типичным лепесткам, от лепестков к лепестковидным чашелистикам, а от последних к верхушечным зеленым листьям (табл. II).

Все эти переходы были в свое время отмечены в литературе (Федоров, Никитин, Панкова, 1950).

Число чашелистиков-лепестков, составляющих внешние покровы цветка, сильно варьирует как у различных видов *Trollius*, так и у отдельных особей одного и того же вида (табл. 2).

Таблица 2

Колебания в числе лепестковидных чашелистиков у различных видов *Trollius* L.[1]

Название растения	Число лепестковидных чашелистиков
Trollius dschungaricus Rgl.	5—10 (20)
» *altaicus* C. A. M.	10—20
» *europaeus* L.	10—20 (22)
» *patulus* Salisb.	5—10
» *chinensis* Bge.	5— 7 (10)
» *Ledebouri* Rchb.	5—10
» *sibiricus* (Rgl. et Til.) N. Schipcz	5—12
» *asiaticus* L.	10—20 (25)
» *Riederianus* Fisch. et Mey.	5—10
» *japonicus* Miq.	5—10
» *chartosepalus* N. Schipcz	5

Из приведенных цифр (табл. 2) видно, что наибольшая «махровость» (вполне естественная для большинства видов рода) свойственна преимущественно *T. altaicus*, *T. asiaticus* и *T. europaeus*. Остальные виды могут быть то более, то менее махровыми.

Отсутствие махровости характерно для последнего вида, напоминающего своим обликом некоторые виды *Ranunculus*.

Характеризуя степень изменчивости признаков цветка в пределах одного вида, можно привести следующие данные (табл. 3).

[1] В этой и в других аналогичных таблицах без скобок показано нормальное число лепестковидных чашелистиков, а в скобках — аномальные отклонения.

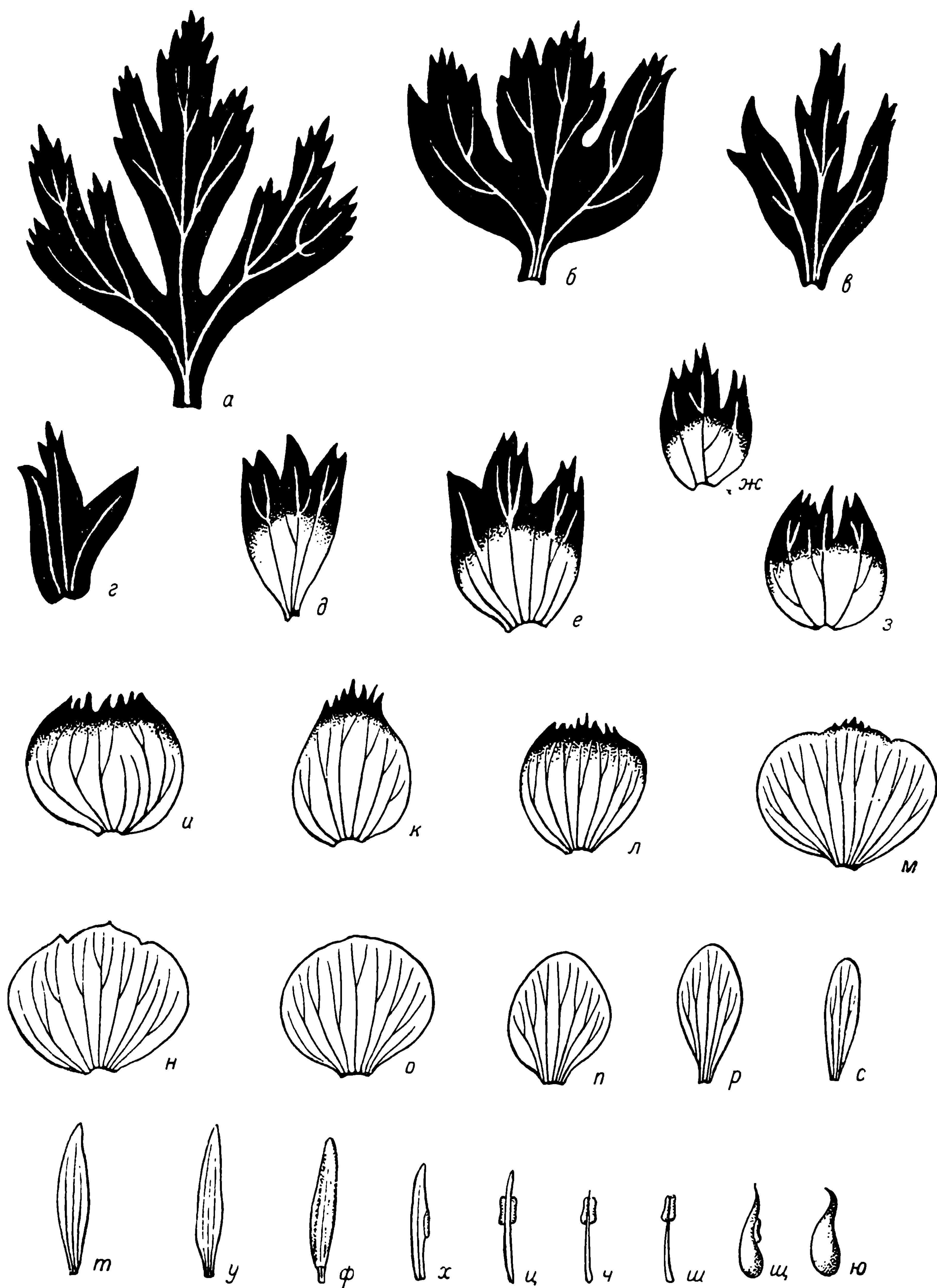


Табл. II. *Trollius asiaticus* L.

а—г — зеленые верхушечные листья; *д—м* — переход от зеленых листьев к оранжевым чашелистикам; *и—с* — переход от чашелистиков к стаминодиям; *т—ф* — стаминодии; *х*, *ц* — переход от стаминодиев к тычинкам; *ч*, *ш* — тычинки; *щ* — плодолистик с пыльником; *ю* — нормальный плодолистик. (Ориг.).

Таблица 3

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Trollius asiaticus* L.

Место наблюдения	С 5	С 6—7	С 8—9	С 9—10	С 20 (и более)
	лепестковидными чашелистиками				
Саяны, Красноярский край, Канский р-н, окр. с Агинского . . .	1.2	20.0	35.0	37.0	6.8

Данные табл. 3 показывают, что нормальные цветки (имеющие 8—10 лепестковидных чашелистиков) составляют около $^3/_4$, а уклоняющиеся (в ту или иную сторону) — $^1/_4$.

Интересно, что среди особей *T. asiaticus*, выращенных в условиях Ленинграда и вступавших в пору цветения, нам удалось наблюдать цветки, частично или полностью лишенные наружных листочков околоцветника (чашечки).

В популяции купальницы азиатской, изученной нами на лугах в окрестностях с. Агинского (предгорья Саян), из 100 цветков различных растений 25 имели отклонения с листовидно позеленевшими (или вполне листоподобными) чашелистиками.

Различные морфологические отклонения в структуре стаминодиев и нектарников, присущие видам *Trollius* (и другим *Ranunculaceae*), отмечены в статьях А. Ивановой (1948, 1953).



Рис. 5. *Trollius asiaticus* L. Общий вид нормального цветка. (Фот. Е. В. Синельникова).

Род **Callianthemum** С. А. М. — **Каллиантемум (красоцвет).**

Цветки 4 видов рода *Callianthemum*, обитающих на территории СССР, имеют, как и *Trollius*, двучленный околоцветник, состоящий из 5 пленчатых чашелистиков и 5—16 белых линейных или широко яйцевидных лепестков.

У изученного нами *C. sajanense* (Rgl.) Witasek отдельные экземпляры растений имели от 5 до 8 (12) лепестков, иногда снабженных недоразвитыми пыльниками (табл. III, *1*).

Интересно, что у *C. alatavicum* Freyn, встречающегося в пределах Средней Азии, число лепестков всегда заметно колеблется (в пределах 6—10).

Род **Helleborus** L. — **Морозник.**

Так же как и у двух предыдущих родов, у видов *Helleborus*, обитающих в СССР, цветки имеют 5 лепестковидных окрашенных чашелистиков и от 5 до 10 (12) лепестков-стаминодиев, весьма характерных по форме, но иногда сходных в своем строении с тычинками.

У *H. abchasicus* A. Br. нередко можно видеть не 5, а 6 (и более) чашелистиков (изредка листовидных) и 5—10 (12) лепестков-стаминодиев. При этом стаминодии, соприкасающиеся с тычинками, в ряде случаев несут редуцированные пыльники или участки спорогенной ткани с ясно дифференцированными пыльцевыми зернами.

Род **Anemone** L. — **Ветреница.**

Среди многочисленных видов этого рода, распространенных в СССР, большинство имеют цветки, обладающие 5—20 лепестковидными листочками околоцветника и большим числом тычинок.

У ветреницы лютичной — *A. ranunculoides* L. число листочков околоцветника обычно равно 5, однако у ряда особей можно видеть некоторую степень «махровости», выражающуюся в заметном увеличении лепестковидных образований, равно как и переход от этих образований к тычинкам (табл. IV, *3*).

Изучение степени «махровости» цветков *A. ranunculoides* показало, что уклонения с увеличенным числом листочков околоцветника встречаются у этого вида иногда в значительном количестве (табл. 4).

Таблица 4

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Anemone ranunculoides* L.

Место наблюдения	С 4	С 5	С 6	С 7	С 8	С 9	С 10
	листочками околоцветника						
Ленинградская обл., Приозерский р-н, окр. с. Отрадное	2	18	22	32	23	2	1

Как видим, около 58% цветков имеют увеличенное (против нормы) число листочков околоцветника (колеблющееся в пределах от 7 до 10 и более). Нормальные цветки (с 5—6 листочками околоцветника) составляют 42% (табл. 4).

Для *A. ranunculoides* характерно также и явление, противоположное махровости, а именно — почти полная или частичная редукция околоцветника. Так, среди нормальных особей нами были найдены растения, лишенные листочков околоцветника. Следует отметить, что апеталия наблюдается у *A. ranunculoides* значительно реже, чем аномальная махровость.

Аналогичные видоизменения в структуре цветка свойственны близким к *A. ranunculoides* видам ветреницы: *A. intermedia* Winkl. ex Printz (*A. sulfurea* Printz), которая считается гибридом между *A. nemorosa* и *A. ranunculoides*, а также *A. jenisseensis* (Korsh.) Kryl.

Несколько отличные (от *A. ranunculoides*) колебания в числе листочков околоцветника имеет *A. nemorosa* L. — ветреница дубравная. Для этого вида вообще характерно большее число (6—8) лепестковидных частей

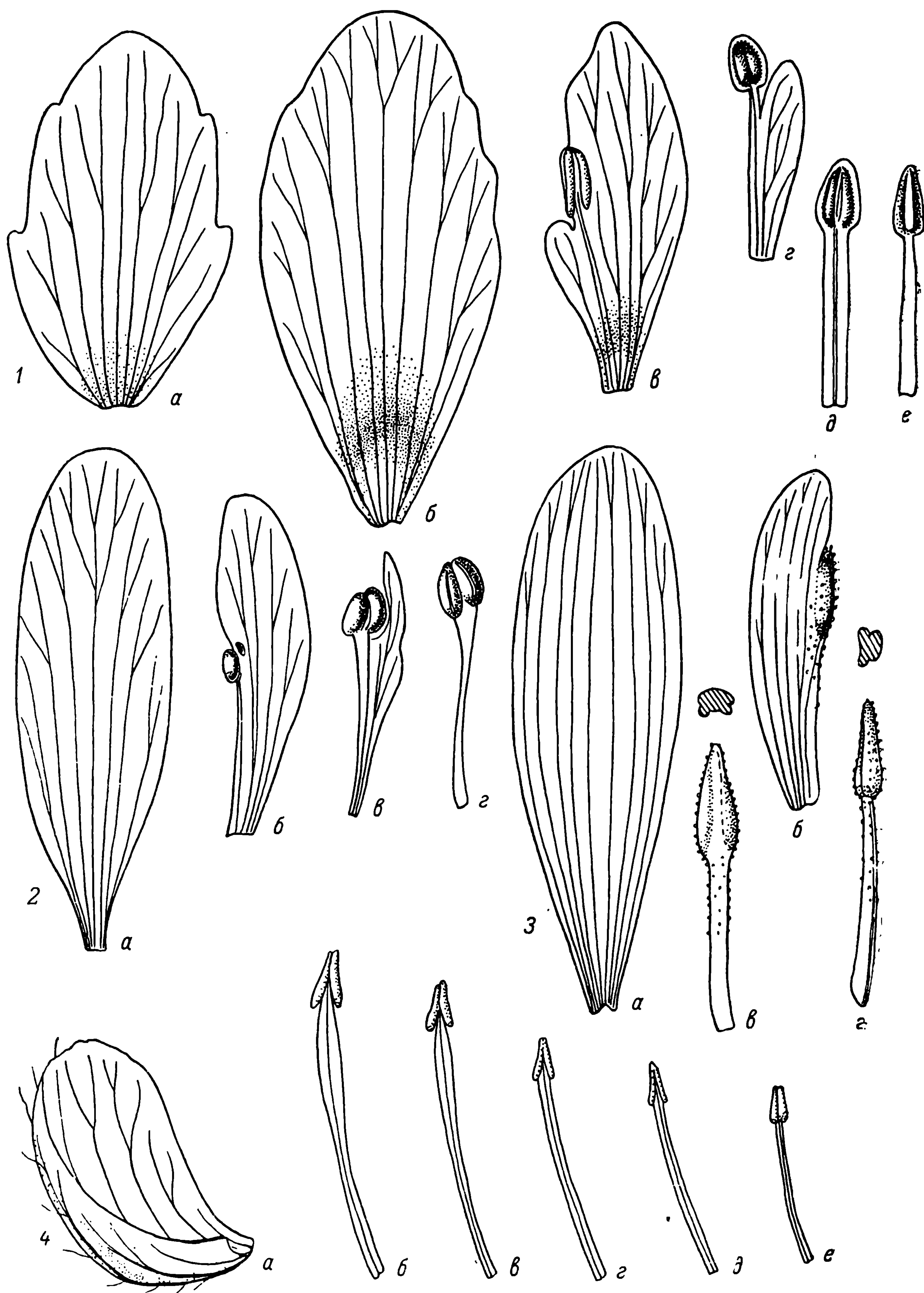


Табл. III.

1 — *Callianthemum sajanense* (Rgl.) Witasek: *а* — чашелистик, *б* — лепесток, *в*, *г* — переход от лепестков к тычинкам, *д*, *е* — тычинки; *2* — *Hepatica nobilis* Garsault.: *а* — листочек околоцветника, *б*, *в* — переход от листочка околоцветника к тычинкам, *г* — тычинка; *3* — *Ficaria verna* Huds.: *а* — лепесток, *б* — переход от лепестка к тычинкам, *в*, *г* — тычинки; *4* — *Trautvetteria japonica* Sieb. et Zucc.: *а* — чашелистик, *б*—*е* — тычинки. (Ориг.).

околоцветника, но также имеет место и заметное увеличение их числа (табл. IV, *1*). Нередко встречаются формы с 10—12 (15) листочками околоцветника.

Анализ цветков *A. nemorosa* дал следующую картину (табл. 5).

Таблица 5

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Anemone nemorosa* L.

Место наблюдения	с 5	с 6	с 7	с 8	с 9	с 10	Более чем с 10
	листочками околоцветника						
Ленинградская обл., Приозерский р-н, окр. с. Отрадное	1	68	26	3	1	1	—

Приведенные в табл. 5 цифры свидетельствуют о том, что треть всех растений имеет цветки с заметной тенденцией к «махровости» и только 1% их — пятичленный околоцветник. Нормальные цветки (с 6 листочками) составляют 97%.

В садах и парках иногда встречаются сильно махровые формы *A. nemorosa*, число листочков околоцветника которых достигает 25—30 при одновременном уменьшении числа тычинок. В таких полномахровых цветках ветреницы дубравной можно видеть постепенные переходы от тычинок к лепестковидным образованиям.

Махровые формы *A. nemorosa* упоминаются в ряде работ по тератологии (Moquin-Tandon, 1841; Masters, 1869). Полную махровость у этого вида с превращением плодолистиков в лепестковидные образования в свое время наблюдал Декандоль (De Candolle, 1827).

Весьма махровые формы *A. nemorosa*, имевшие 150 (и более) листочков околоцветника, были в 1956 г. обнаружены М. М. Ильиным в лесах Карельского перешейка. Ввиду особого интереса они будут подробно рассмотрены в отдельной статье.

Особенности махровых цветков ветреницы дубравной детально разобраны П. Ф. Маевским (1886). Он отмечает, что «венчик» у этих форм хорошо отличается от лепестковидных образований, возникших за счет петализации тычинок. Листовая природа основных листочков околоцветника *A. nemorosa* подтверждается наличием терат, у которых цветок состоит иногда из нескольких зеленых листьев, вполне подобных листьям обвертки.

Наряду с махровыми формами у *A. nemorosa* попадаются экземпляры с недоразвитыми листочками околоцветника (табл. IV, *2*).

Формы, лишенные околоцветника, в литературе не были описаны. Почти «безлепестная» форма *A. nemorosa* несколько напоминает аномалии, наблюдаемые у *A. reflexa* Steph.

A. reflexa, или ветреница отогнутая, широко распространенная в Сибири, имеет слабо развитый околоцветник, листочки которого отогнуты вниз (табл. IV, *4*). У некоторых ее экземпляров можно видеть возврат к нормальному расположению покровов цветка, равно как и переходы от листочков околоцветника к тычинкам (табл. IV, *4*, *3*).

Рассматривая гербарный материал по роду *Anemone*, хранящийся в Ботаническом институте АН СССР, а также пользуясь данными «Флоры

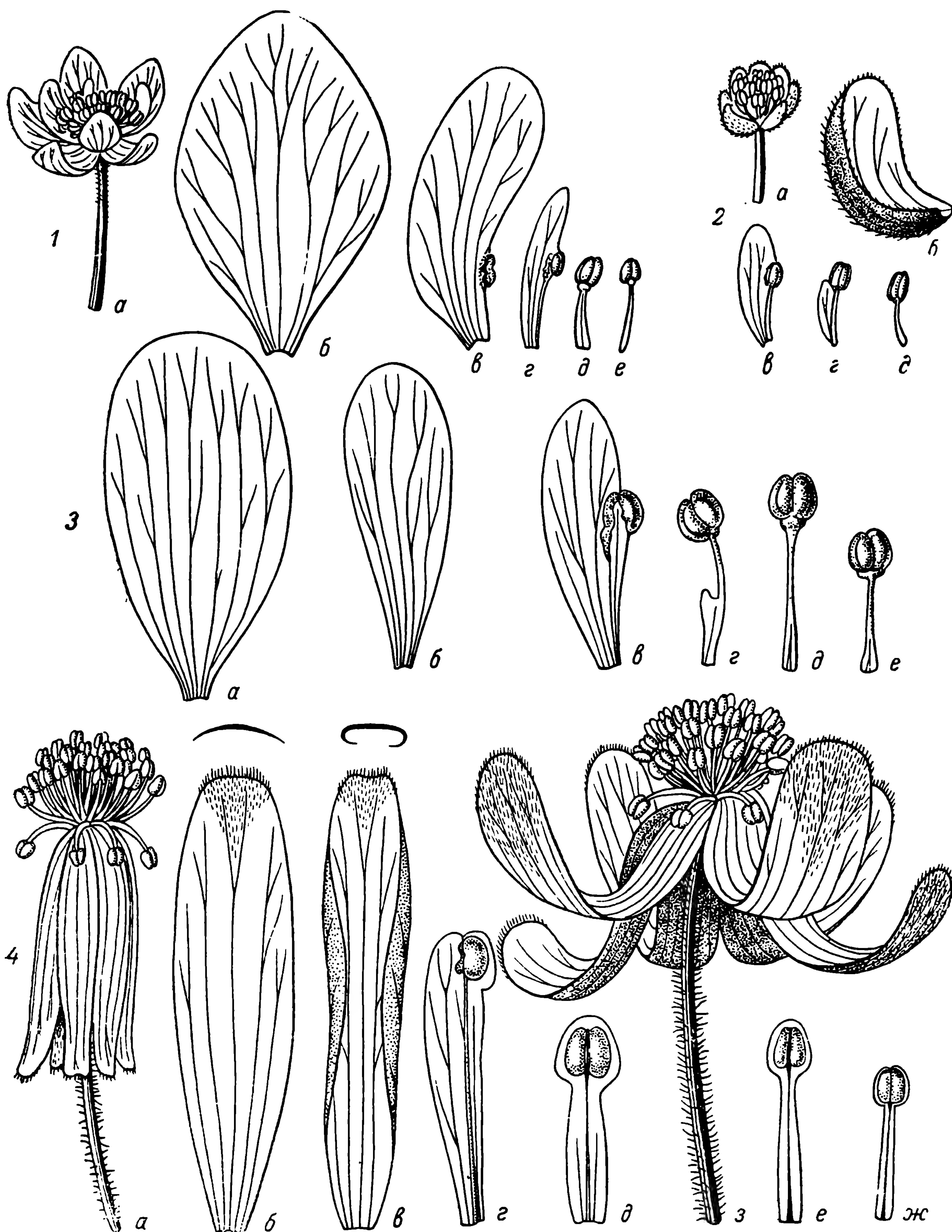


Табл. IV.

1 — *Anemone nemorosa* L.: *а* — цветок с умноженным числом листочков околоцветника, *б* — листочек околоцветника, *в*, *г* — переход от листочков околоцветника к тычинкам, *д*, *е* — тычинки; *2* — *A. nemorosa* L. (полубезлепестная форма): *а* — цветок с частично редуцированными листочками околоцветника, *б* — листочек околоцветника, *в*, *г* — переход от листочков околоцветника к тычинкам, *д* — тычинка; *3* — *A. ranunculoides* L.: *а*, *б* — листочки околоцветника, *в*, *г* — переход от листочков околоцветника к тычинкам, *д*, *е* — тычинки; *4* — *A. reflexa* Steph.: *а* — нормальный цветок, *б*, *в* — листочки околоцветника, *г* — переход от листочков околоцветника к тычинкам, *д*, *е*, *ж* — тычинки, *з* — аномальный цветок с широкими и отогнутыми вверх листочками околоцветника. (Ориг.).

СССР» (т. VII, 1937), нам удалось сопоставить пределы изменчивости в числе листочков околоцветника для ряда видов этого рода (табл. 6).

Таблица 6

Колебания в числе листочков околоцветника у различных видов *Anemone* L.

Название растения	Число листочков околоцветника	Примечание
Anemone ranunculoides L.	5—6 (8—12)	
» *jenisseensis* (Korsh.) Kryl. . .	5 (6—8)	
» *debilis* Fisch.	5—6	
» *nemorosa* L.	(5) 6—8 (12—15)	У особо махровых форм до 150 и более. . . . .
» *altaica* Fisch. ex. C. A. M. . . .	(8) 9 (12)	
» *Raddeana* Rgl.	10—15	
» *reflexa* Steph.	5 (6)	
» *caucasica* Willd. ex Rupr. .	8—10	
» *blanda* Schott et Kotschy . .	9—18	
» *flaccida* T. Schmidt	5—7	
» *baicalensis* Turcz.	5 (7)	
» *eranthioides* Rgl.	5 (8)	
» *silvestris* L.	5 (8)	

Из табл. 6 следует, что некоторые из перечисленных видов ветреницы обладают явной тенденцией к «махровости», причем степень ее заметно колеблется как у различных видов, так и у особей одного и того же вида

Род **Hepatica** Mill. — **Печеночница.**

Двум видам этого рода, встречающимся в СССР, свойствен цветок с простым венчиковидным околоцветником, состоящим из 6—8 (редко более) листочков.

У наиболее широко распространенного вида — *H. nobilis* Garsault (печеночница обыкновенная) — нередки отклонения в сторону махровости, на основании которых создано несколько садовых форм.

По нашим данным, число листочков околоцветника колеблется в следующих пределах (табл. 7).

Таблица 7

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Hepatica nobilis* Garsault

Место наблюдения	С 5	С 6	С 7	С 8	С 9	С 10	Более чем с 10
	листочками околоцветника						
Ленинградская обл., Приозерский р-н, окр. с. Отрадное	—	20	25	30	12	12	1

Как видно из данных табл. 7, уклонения в сторону более заметной махровости, в сравнении с нормальными цветками, составляют $^1/_4$. Особей с числом листочков околоцветника в количестве 5 обнаружено не было, равно как не удалось найти и форм с признаками апеталии.

Исследованные «махровые» садовые формы *H. nobilis* показали, что в их цветках присутствует иногда до 40 лепестковидных образований, имеющих переходы к тычинкам и возникших за счет петализации последних (табл. III, *2*).

П. Ф. Маевский (1886) указывает, что, по некоторым литературным данным, «лепестки», образовавшиеся из тычинок, будто бы всегда иначе окрашены, чем листочки околоцветника. Однако Маевский полагает, что это мнение является ошибочным.

У *H. Falconeri* (Thoms.) Juz., распространенной в Тянь-Шане (Заилийский Алатау), число листочков околоцветника равняется 5—6. Таким образом, этот вид является менее «махровым», чем *H. nobilis*.

Род **Pulsatilla** Adans. — **Прострел.**

Для цветков видов *Pulsatilla*, довольно широко представленных в СССР, характерно наличие простого (о 5—6 листочках) околоцветника и стаминодиев, обычно имеющих вид двураздельных щетинок.

Число листочков околоцветника у некоторых видов *Pulsatilla* довольно заметно колеблется. Так, например, у *P. patens* (L.) Mill. нам приходилось наблюдать 7—8 и даже 9 членов околоцветника, причем внутренние из них нередко имели вид, приближающийся к стаминодиям других *Ranunculaceae*. Нечто подобное можно указать также и для *P. vernalis* (L.) Mill., изредка встречающегося на Карельском перешейке.

Особенно много разнообразных терат нам пришлось наблюдать у гибридов *P. vernalis*×*P. patens*, а также у *P. patens*×*P. pratensis* (L.) Mill. Целая серия таких гибридных форм, нередко с умноженным против нормы числом листочков околоцветника, была отмечена нами по Выборгскому шоссе на Карельском перешейке (Вуокси-ярви), где указанные виды произрастают совместно.

Увеличенное число членов цветка (околоцветника) было также замечено нами для *P. flavescens* (Zuccar.) Juz., изобильно встречающейся в Красноярском крае (предгорья Саян).

М. М. Сторожева (1954) указывает, что у форм *P. patens*, распространенных на Урале и приуроченных к рудным полям (никель, кобальт), встречаются особи с сильно видоизмененными цветками. Листочки околоцветника этих цветков обычно в той или иной степени деформированы или почти полностью редуцированы.

Род **Ficaria** Dill. — **Чистяк.**

У 4 видов этого рода, известных для СССР, цветок имеет трехлистную чашечку и 8—12-лепестный венчик.

Ficaria verna Huds. (чистяк весенний) — весьма обычный для европейской части СССР, а также встречающийся в Сибири, на Кавказе и, отчасти, в Средней Азии (окрестности Алма-Аты) вид дает ряд примеров «махровости». Так, в цветках *F. verna* число лепестков испытывало следующие колебания (табл. 8).

Из данных табл. 8 видно, что у чистяка весеннего наибольшее число цветков несет по 6 и 7 лепестков, значительная часть цветков имеет по 5, 8, 9 и 10 лепестков.

Махровость цветков *F. verna*, как и у многих других Лютиковых, является следствием петализации тычинок (табл. III, *3*).

У *F. fascicularis* C. Koch, встречающегося на Кавказе (Закавказье) и в Средней Азии (Копет-Даг), нам удалось найти особи, имевшие до 12 лепестков.

Таблица 8

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Ficaria verna* Huds.

Место наблюдения	С 5	С 6	С 7	С 8	С 9	С 10	Более чем с 10
	листочками околоцветника						
Ленинград, парк Ботанического института АН СССР	20	25	30	12	7	6	—

Характеристика колебаний в числе лепестков у видов *Ficaria*, произрастающих в СССР, представлена ниже (табл. 9).

Таблица 9

Колебания в числе лепестков у различных видов *Ficaria* Dill.

Название растения	Число лепестков
Ficaria verna Huds.	8—10 (12)
» *calthifolia* Rchb.	7—10
» *fascicularis* C. Koch	(6) 7—10 (12)
» *ficarioides* (Bory et Chaub.) Halaczy	7—10

Род **Ranunculus** L. — **Лютик.**

Некоторые представители этого обширного во флоре СССР рода дают много примеров различных видоизменений в структуре цветка.

Явления махровости весьма нередко наблюдаются у различных видов рода. Так, полумахровые и махровые формы отмечены нами для *Ranunculus Pallasii* Schlecht., *R. auricomus* L., *R. cassubicus* L., *R. altaicus* Laxm., *R. propinquus* C. A. M., *R. repens* L., *R. acer* L. var. *hortensis* Mart., *R. polyanthemos* L., *R. bulbosus* L., *R. caucasicus* M. B. и др.

Данные о махровости других видов *Ranunculus* приводятся в литературе (Godron, 1875; Маевский, 1886; Тихонов, 1928, и др.).

В наиболее типичных случаях можно видеть, что наряду с обычными 5 лепестками у многих видов имеет место образование дополнительных лепестков, связь которых с тычинками оказывается несомненной.

Интересно отметить, что у некоторых лютиков наблюдается явление, противоположное махровости, т. е. апеталия. Безлистными цветками нередко обладают как уже упомянутые *R. auricomus* и *R. cassubicus* (рис. 6), так и *R. arvensis*, *R. sceleratus* и др. У последнего вида отмечены и другие тераты (Гроссгейм, 1922).

Частота возникновения и характер проявления махровости и, наоборот, безлепестности для отдельных популяций некоторых видов *Ranunculus* могут быть охарактеризованы следующими цифрами (табл. 10).

В табл. 10 обращает на себя внимание следующее: 1) у двух близких видов (*R. auricomus* и *R. cassubicus*) число нормальных цветков (с 5 лепестками) составляет около $^2/_3$, а отклонения в сторону махровости — свыше $^1/_3$; 2) аномалии, сопровождающиеся частичной или полной апеталией, едва превышают 1—5%. Нечто подобное можно отметить и для *R. altaicus*.

Таблица 10

Количество нормальных и аномальных (полумахровых и безлепестных) цветков (в %) у некоторых видов рода *Ranunculus* L.

Название растения	Место наблюдения	Без лепестков (апеталия)	Менее 5 лепестков	С 5 лепестками	С 6 лепестками	С 7 лепестками	С 8 лепестками	С 9 лепестками	С 10 лепестками
Ranunculus auricomus L.	Ленинградская обл., Приозерский р-н, окр. с. Отрадное	1	1	58	20	10	5	3	2
R. cassubicus L.	То же	2	3	65	17	8	3	2	—
R. altaicus Laxm.	Саяны, перевал в долину р. Кинзелюк . . .	—	4	50	33	12	1	—	—

Детали строения полумахровых, махровых, а также безлепестных форм некоторых лютиков иллюстрируются (табл. V, *1—4*).

Некоторые махровые формы *Ranunculus* обладают настолько постоянным признаком полипеталии, что они получили особые названия. Так, у *R. polyanthemus* L. выделена особая разновидность (*polypetalus* Ovcz.), цветки которой несут 10 и более лепестков. Садовые формы *R. repens* имеют как полумахровые, так и полномахровые цветки (рис. 7).



Рис. 6. *Ranunculus cassubicus* L. Аномальный безлепестный цветок. (Фот. Е. В. Синельникова).

Род **Trautvetteria** Fisch. et Mey. — **Траутфеттерия.**

Для единственного представителя этого рода — *T. japonica* Sieb. et Zucc., встречающегося в СССР на Дальнем Востоке, характерны полностью безлепестные цветки, несущие только одну чашечку. Таким образом, этому виду свойственна типичная апеталия как вполне нормальный структурный признак (табл. III, *4*).

Среди особей траутфеттерии иногда встречаются экземпляры, имеющие единичные продолговато-клиновидные, беловатые или желтоватые лепестки (Флора СССР, т. VII, 1937).

Род **Adonis** L. — **Горицвет.**

Многочисленным видам этого рода, нередко в изобилии произрастающим в СССР, свойственна хорошо выраженная естественная махровость цветков. Цветки видов этого рода несут 5—8 наружных и 5—24 внутренних листочка околоцветника, причем количество их у различных видов (а также у особей одного и того же вида) имеет заметные колебания.

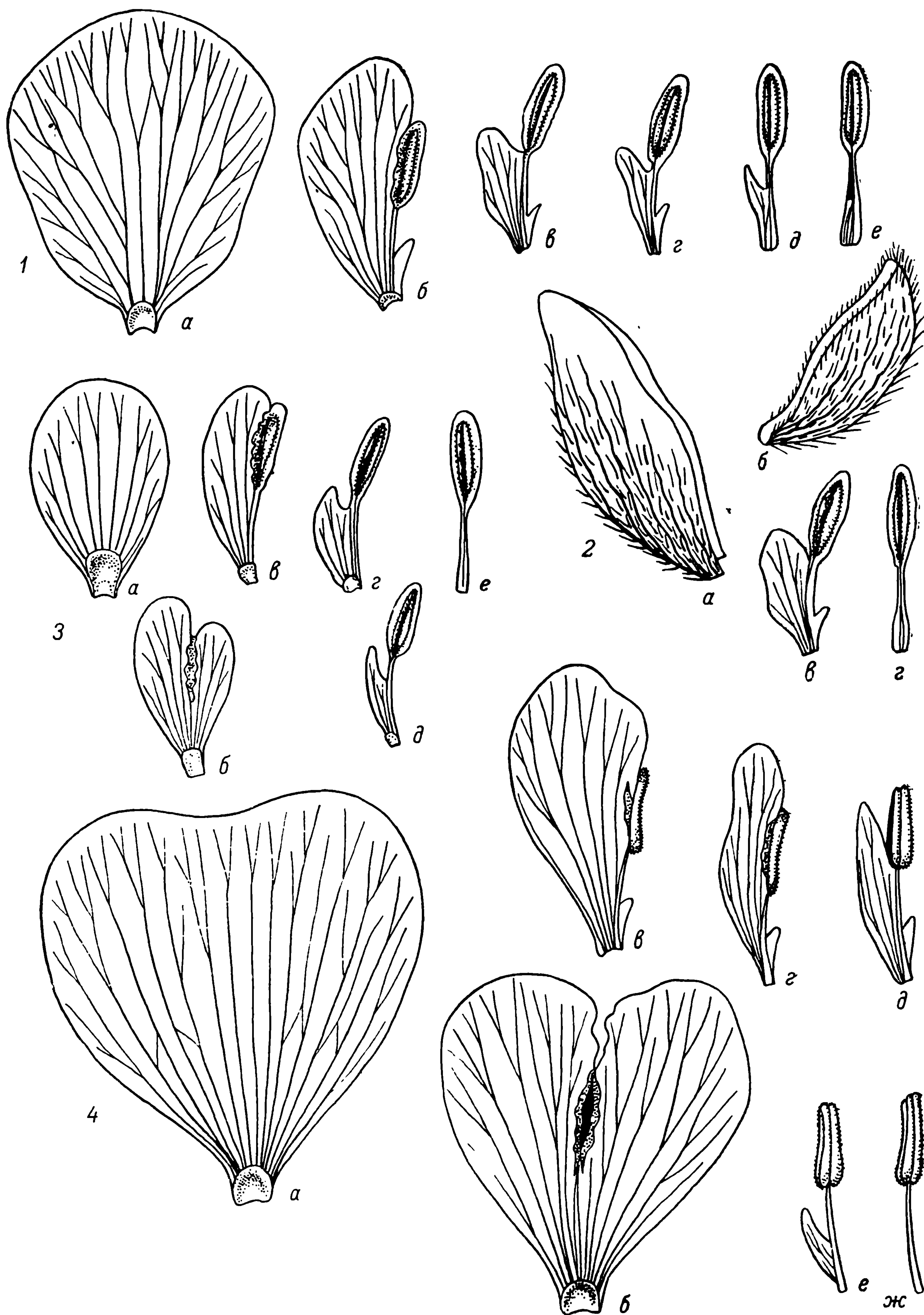


Табл. V.

1 — *Ranunculus auricomus* L.: *а* — лепесток, *б—д* — переход от лепестков к тычинкам, *е* — тычинка; *2* — *R. auricomus* L. (безлепестная форма): *а*, *б* — чашелистики, *в* — тычинка с лепестковидным придатком, *г* — тычинка; *3* — *R. arvensis* L.: *а* — лепесток, *б—д* — переход от лепестков к тычинкам, *е* — тычинка; *4* — *R. altaicus* Laxm.: *а* — лепесток, *б—е* — переход от лепестков к тычинкам, *ж* — тычинка. (Ориг.).

Род **Delphinium** L. — **Живокость.**

Все представители этого рода обладают типичными зигоморфными цветками, у которых иногда наблюдается некоторая степень махровости. Полумахровые и махровые формы отмечены для *D. consolida* L. и в особенности для *D. elatum* L. Последняя нередко культивируется в садах и имеет ряд садовых махровых форм.

Махровость садовых форм живокости носит разнообразный характер. Так, в различных сводках по тератологии растений (Moquin-Tandon, 1841; Masters, 1869; Penzig, 1921—1922) указаны типы махровых цветков, возникновение которых связано с пролификацией, а также с лепестковидным превращением тычинок. Браун (цит. по Маевскому, 1886) полагал, что махровость видов живокости (равно как и аквилегий) связана с сепализацией тычинок или их петализацией.

Изучая строение махровых цветков *Delphinium elatum* L. мы получили следующую картину (табл. VI). Она в значительной степени совпадает с уже имеющимися данными в литературе и характеризует переход от лепестков к тычинкам. Явлений пролификации (многоярусной и пазушной) нам обнаружить не удалось.

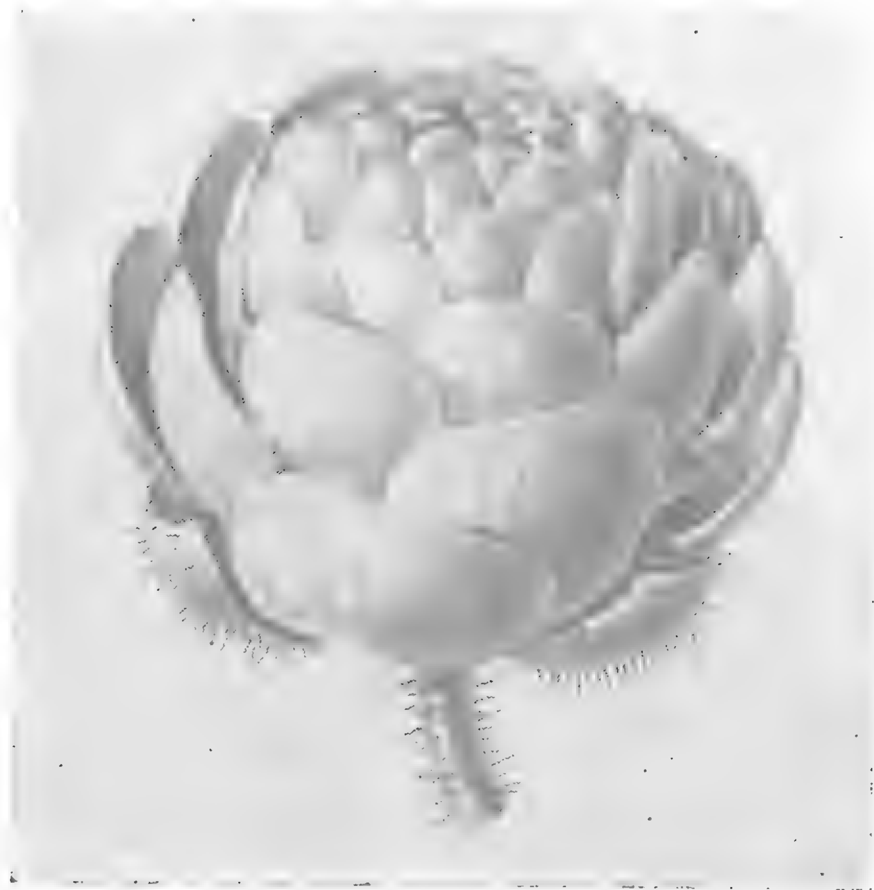


Рис. 7. *Ranunculus repens* L. Махровый цветок. (Фот. Е. В. Синельникова).

Ряд разнообразных терат для *Delphinium consolida* L. отмечен в специальной литературе (Немысловский, 1911).

Изучение нормальных особенностей структуры цветка многих представителей сем. *Ranunculaceae*, а также учет различных, им свойственных, аномалий, позволяет сделать вывод, что для подавляющего большинства видов различных родов этого семейства характерны две основные тенденции: 1) умножение числа членов покровов цветка, 2) утрата этих покровов. В связи с этим у современных *Ranunculaceae* можно наблюдать следующие варианты цветка: 1) цветки с нормальной махровостью (*Trollius*, *Callianthemum*, *Anemone*, *Hepatica*, *Adonis*), 2) цветки с аномальной махровостью (*Paeonia*, *Caltha*, *Helleborus*, *Anemone*, *Hepatica*, *Pulsatilla*, *Ficaria*, *Ranunculus*, *Delphinium*), 3) цветки с нормальным пятилепестным или пятилистным покровом (*Paeonia*, *Caltha*, *Helleborus*, *Anemone*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*, *Delphinium*), 4) цветки с частичной нормальной апеталией (*Cimicifuga*, *Actaea* и др.), 5) цветки с аномальной апеталией (*Anemone*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*), 6) цветки с естественной полной апеталией (*Trautvetteria*, *Thalictrum*).

Как уже отмечено, часть растений, имеющих тенденцию к махровости, использована в практике декоративного садоводства для создания махровых форм, преимущественно на основе петализации тычинок (*Paeonia*, *Anemone*, *Hepatica*, *Ranunculus*, *Delphinium* и др.).

Таким образом, как полипеталия, так и ее антипод — апеталия, закрепленные отбором во многих родовых группах Лютиковых, будучи

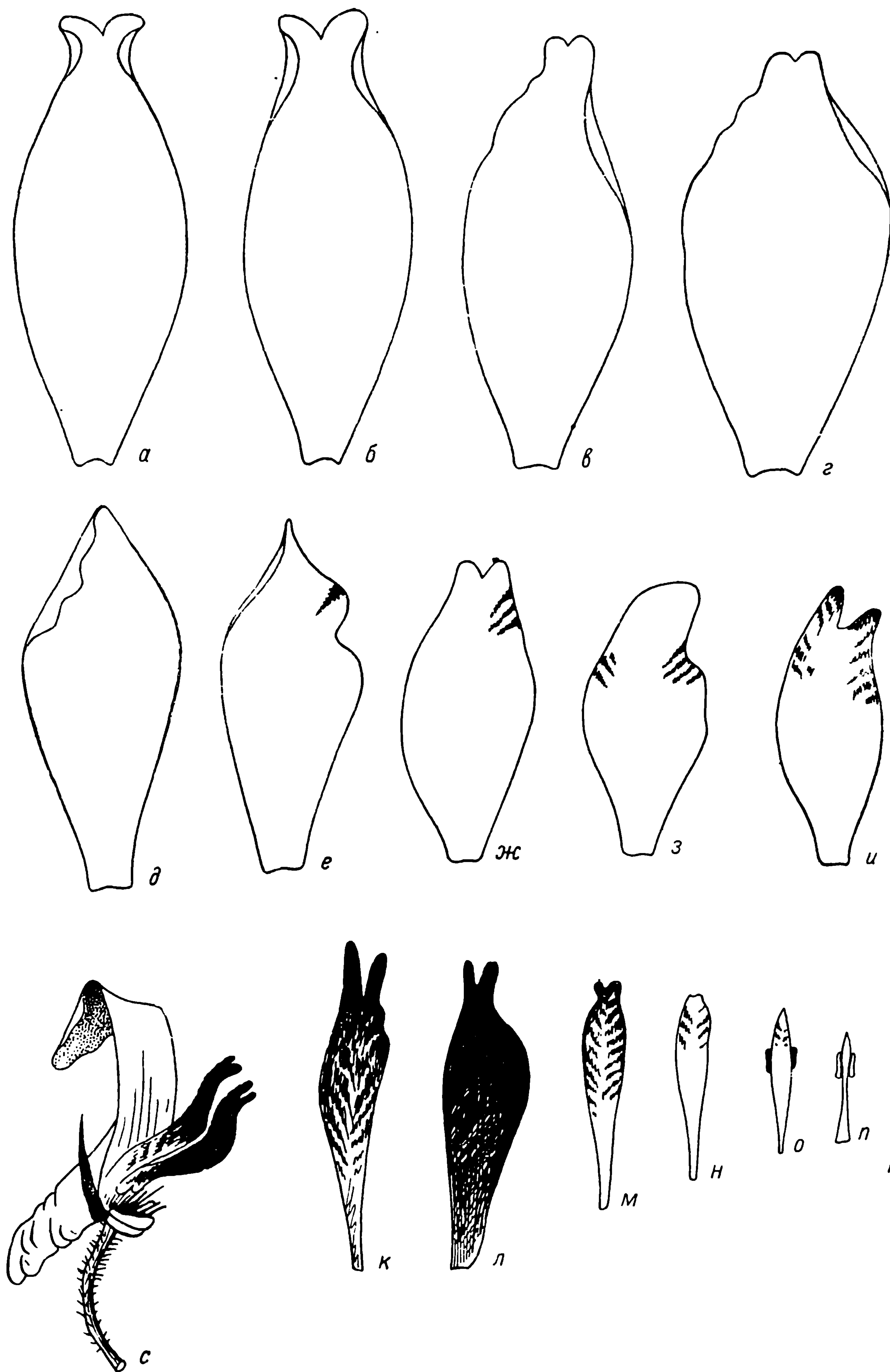


Табл. VI. *Delphinium elatum* L.

а—д — лепестки; *е—н* — переход от лепестков к стаминодиям; *о*, *п* — переход от стаминодиев к тычинкам; *р* — тычинка; *с* — общий вид цветка с частично удаленными элементами венчика. (Ориг.).

нормальными структурными особенностями цветка, нередко проявляются как аномалии. При этом вторичная полипеталия чаще возникает у тех видов, которыми она была утрачена в процессе эволюции и околоцветник которых низведен до пяти листочков или соответствующего числа лепестков.

Следовательно, процесс формирования типов цветка *Ranunculaceae* мог идти по линии постепенной редукции покровов цветка, т. е. от «многолепестных» форм к формам «безлепестным». Это, видимо, было связано с переходом некоторых растений от энтомофилии к анемофилии.

Если в отношении апеталии можно более или менее определенно сказать, что этот признак носит характер редукции покровов цветка, то в отношении махровости следует предполагать сохранение (и возврат) исходной структурной модели генеративных органов предков *Ranunculaceae*. Таким образом, аномальная махровость Лютиковых должна рассматриваться как реверсия к анцестральному типу. Последнее тем более вероятно, что другие близкие порядки (Magnoliales, Anonales) нередко обладают цветком с ярко выраженной полипеталией.

Не следует думать, что все случаи аномальной махровости у Лютиковых могут считаться реверсией к предковым формам Ranales. По данным Пейе (Payer, 1857), у *Delphinium* нередко имеет место умножение лепестков, зависящее от эмбрионального их расщепления (хоризы). Последнее — прогрессивное явление, также ведущее к образованию махровых форм цветка. Кроме того, следует отметить, что для некоторых *Ranunculaceae* (например, *Aquilegia*) свойственны и другие случаи махровости, вызванные, в частности, пролификацией (Moquin-Tandon, 1841; Masters, 1869, и др.).

К порядку Ranales достаточно тесно примыкает порядок Rhoeadales — Макоцветных. У ряда представителей этой группы растений (*Hypecoum* L., *Chelidonium* L., *Papaver* L.) можно встретить много аномальных структур цветка, напоминающих описанные выше примеры.

Род Hypecoum L. — Гипекоум.

Для видов этого рода, представители которого встречаются в ряде южных районов СССР, свойственны цветки с чашечкой, венчиком и многочисленными тычинками.

У *H. trilobum* Trautv. цветки состоят из 2 чашелистиков и 4 лепестков, причем два лепестка внутреннего круга имеют своеобразный облик. В ряде случаев наблюдается увеличение числа лепестков до 6.

Обычно считается, что лепестки внутреннего круга у *Hypecoum* имеют ложковидную среднюю долю, окаймленную бахромчатыми выростами. На самом деле эта доля представляет собой стерилизованный пыльник, что может быть показано сравнением экземпляров растений, несущих аномальные цветки с элементами махровости (табл. VII, *1*). Здесь мы видим серию переходных структур от нормальных лепестков наружного круга к типичным тычинкам.

Род Chelidonium L. — Чистотел.

В СССР известен один вид рода *Chelidonium* — *Ch. majus* L. Этот вид обладает цветками, иногда несущими признаки махровости (рис. 8), причем изредка встречаются особи, имеющие сильно выраженную махровость.

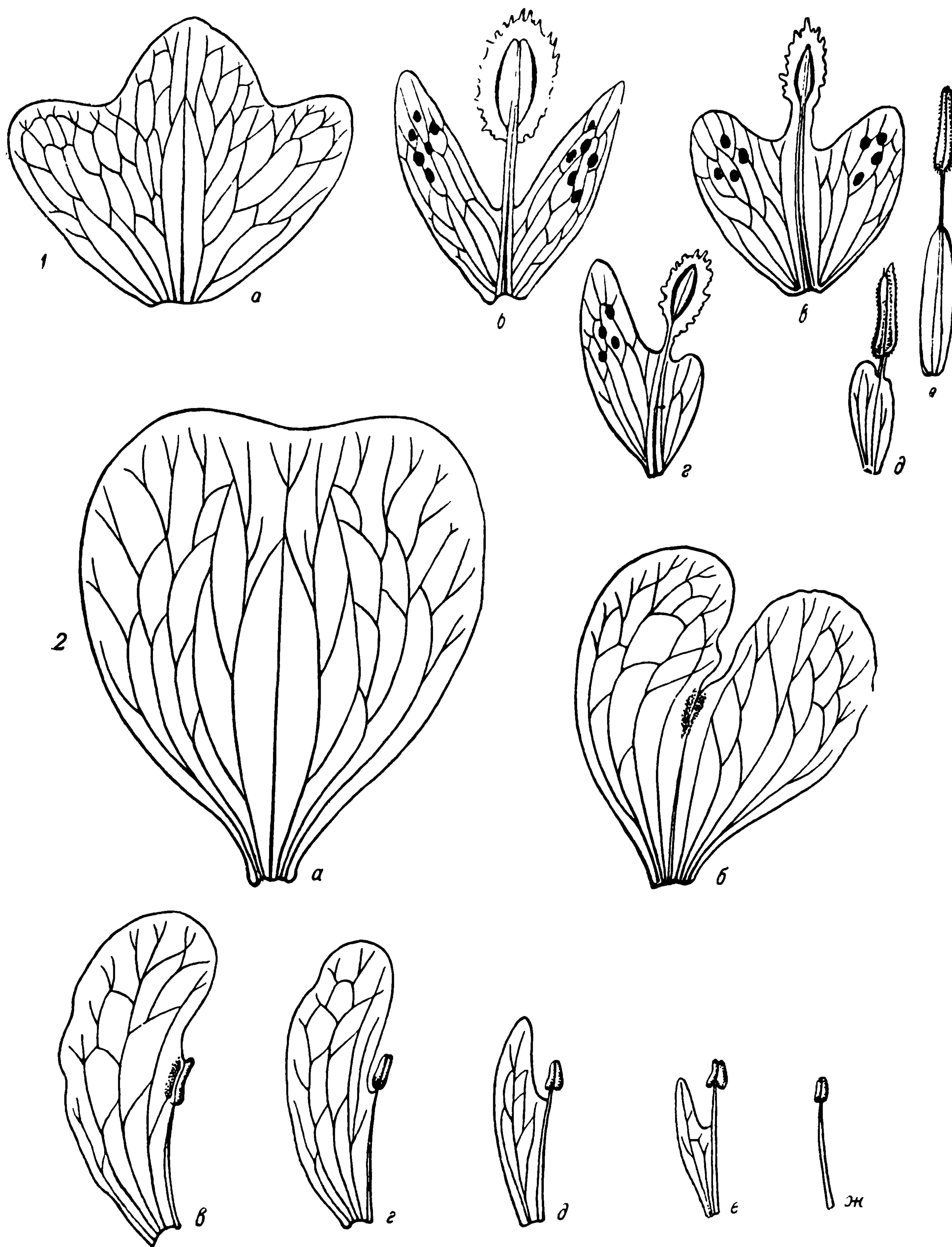


Табл. VII.

1 — *Hypecoum trilobum* Trautv.: *а* — лепесток наружного круга, *б*, *в* — лепестки внутреннего круга, *г*, *д* — переход от лепестков к тычинкам, *е* — тычинка; 2 — *Chelidonium majus* L. (махровая форма): *а* — лепесток, *б*—*е* — переход от лепестков к тычинкам, *ж* — тычинка. (Ориг.).

Соотношение обычных и махровых форм в популяциях чистотела может быть иллюстрировано следующими данными (табл. 11).

Таблица 11

Количество нормальных и аномальных (махровых и полумахровых) цветков (в %) у *Chelidonium majus* L.

Место наблюдения	С 4	С 5—6	С 7—8	С 9—10	С 10—11	С 12 и более
	лепестками					
Ленинград, парк Ботанического института АН СССР	85.5	10.5	3.0	0.0	0.6	0.4

Из приведенных цифр видно, что цветки с некоторым увеличением лепестков составляют 10% (табл. 11). Махровые формы попадаются сравнительно редко и составляют всего 4% от исследованного количества.



Рис. 8. *Chelidonium majus* L.

а — нормальный цветок; *б* — махровый цветок. (Фот. Е. В. Синельникова).

Анализ строения махровых цветков *Ch. majus* показывает, что махровость есть следствие петализации тычинок и что между лепестками и тычинками имеется серия структурных переходов (табл. VII, *2*).

Следует отметить, что среди особей чистотела можно найти разновидность, иногда принимаемую за особый вид — *Ch. laciniatum* Mill., у которого лепестки, а также и листья оказываются рассеченными на узкие доли.

Весьма редко обнаруживается особая форма, почти полностью лишенная лепестков.

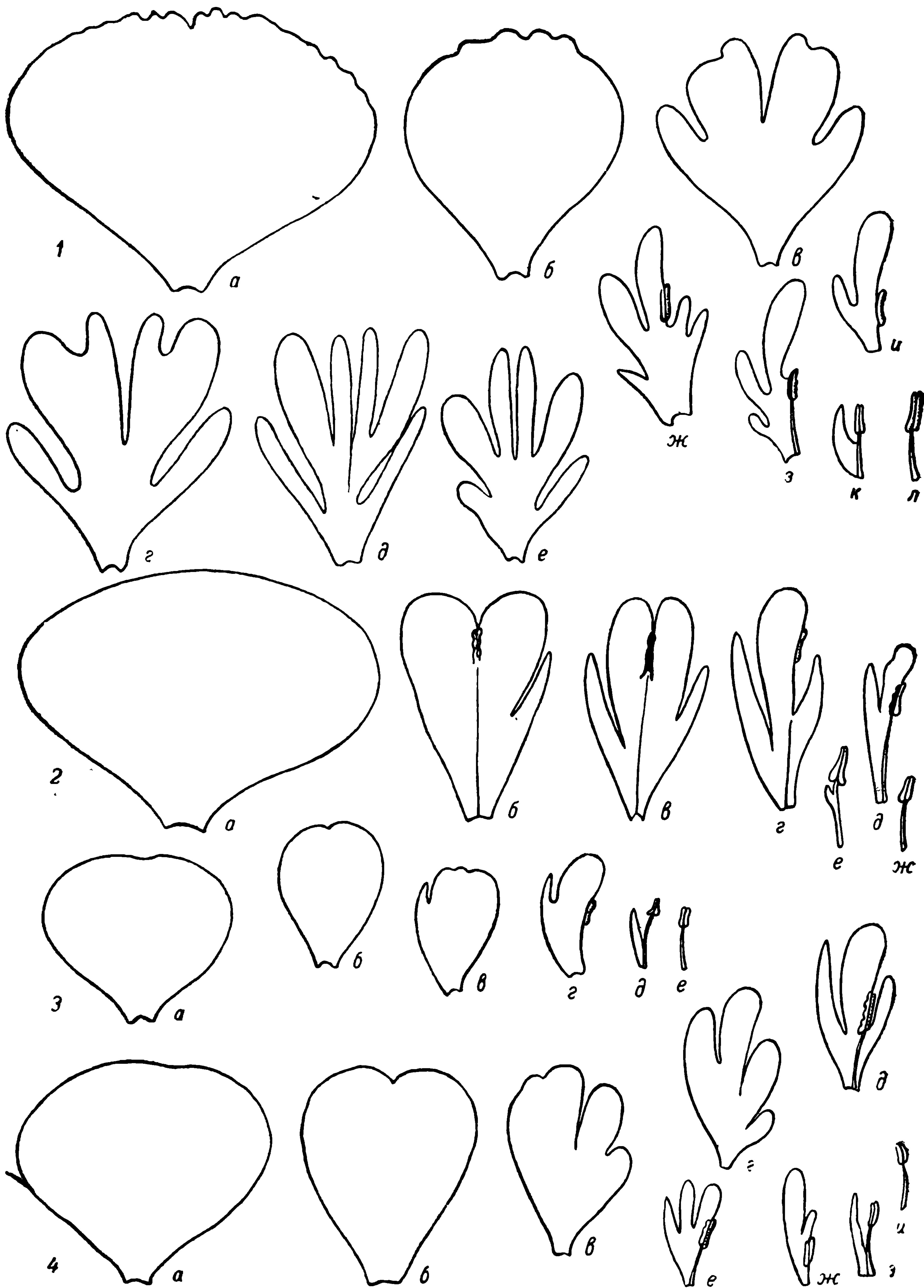


Табл. VIII.

1 — ***Papaver somniferum*** L. (махровый сорт): *а* — лепесток наружного круга, *б* — лепесток внутреннего круга, *в—е* — лепестки, возникшие в результате петализации тычинок, *ж—к* — переход от лепестков к тычинкам, *л* — тычинка; *2* — *P. orientale* L.: *а* — лепесток наружного круга, *б—д* — переход от лепестков к тычинкам, *е, ж* — тычинки; *3* — *P. nudicaule* L.: *а* — лепесток наружного круга, *б* — лепесток внутреннего круга, *в—д* — переход от лепестков к тычинкам, *е* — тычинка; *4* — *P. nudicaule* L. (махровая форма): *а* — лепесток наружного круга, *б* — лепесток внутреннего круга, *в—з* — переход от лепестков к тычинкам, *и* — тычинка. (Ориг.).

Род **Roemeria** Medic. — **Ремерия.**

У *R. refracta* (Stev.) DC. цветки обычно имеют 2 чашелистика, 4 лепестка и многочисленные тычинки. У некоторых мощных экземпляров встречаются цветки с увеличенным (до 6) числом лепестков.

Род **Papaver** L. — **Мак.**

Большая часть видов мака, распространенных в СССР, не имеет ясно выраженных признаков аномальной махровости. Однако для некоторых



Рис. 9. *Papaver nudicaule* L. Полумахровый цветок. (Фот. Е. В. Синельникова).

видов явления махровости хорошо известны. Махровые цветки особенно характерны для некоторых садовых сортов обыкновенного мака снотворного.

В условиях Саян нам пришлось столкнуться с фактами махровости цветка *Papaver pseudocanescens* M. Pop. Некоторые экземпляры этого вида, в изобилии встречающегося в пределах хребта Кинзелюк (бассейн р. Кизира), имели цветки с увеличенным против нормы числом лепестков. Лепестки внутреннего круга у таких аномальных цветков имели недоразвитые пыльники и составляли переход от лепестков к тычинкам. Этот же мак, обладающий обычно желтыми лепестками, изредка имел цветки, чисто белые (f. *album* Tolm.) или же слегка окрашенные в кремово-желтоватые оттенки.

У *Papaver nudicaule.* L., нередко культивируемого в альпинариях ботанических садов, махровость цветков наблюдается довольно часто. В некоторые годы она становится настолько заметной, что обращает на себя внимание. Так, в 1950 и 1951 гг. на грядках в питомниках Ботанического института АН СССР (Ленинград) нам пришлось наблюдать особи

растений, у которых степень махровости заметно увеличилась, видимо, в результате неблагоприятных условий зимовки и погодных условий весеннего периода (рис. 9). Махровые и полумахровые цветки *P. nudicaule* имели следующие структурные детали (табл. VIII, *3*, *4*). Анализ этих цветков, взятых без специального выбора, показал такую картину (табл. 12).

Таблица 12

Количество нормальных и аномальных (махровых и полумахровых) цветков (в %) у *Papaver nudicaule* L.

Место наблюдения	С 4	С 5—6	С 7—8	С 9—10	С 11—12	С 13—14	С 15 и более
	лепестками						
Ленинград, питомник Ботанического института АН СССР	53	20	0	10	7	6	4

Отсюда видно (табл. 12), что из всего количества исследованных цветков только немного более половины сохранило свои нормальные особенности, а остальные приобрели ту или иную степень махровости.

Аналогичные результаты были получены и для других маков, культивируемых в Ботаническом институте АН СССР. Так, *Papaver orientale* L. также имел много махровых цветков (рис. 10), с аналогичными описанному выше виду структурными особенностями (табл. VIII, *2*).

В ряде случаев переходные структуры между лепестками и настоящими тычинками могут быть дополнены своеобразными картинами перехода от верхушечных листьев к чашелистикам, от чашелистиков к лепесткам, от лепестков к тычинкам и от тычинок к элементам гинецея (табл. IX). Подобный аномальный метаморфоз мы имели возможность наблюдать у *P. orientale* в 1954 г. на одном из цветочных питомников Ботанического института.

Здесь следует указать, что если переход от лепестков к тычинкам вполне закономерен, то структурная связь венчика с листьями является несколько неожиданной. Впрочем, из приведенных иллюстраций видно, что лепестковидные части листьев и листовидные участки лепестков имеют характер химер.

Увеличение числа лепестков наблюдается довольно часто у *P. rhoeas* L., *P. pavonium* Schrenk и других видов, в том числе и у *P. somniferum* L.

У последнего вида, широко культивируемого во многих странах мира и имеющего садовые декоративные сорта, переходные структурные образования между лепестками и тычинками выражены еще нагляднее (табл. VIII, *1*), чем у *P. nudicaule* и других, менее окультуренных видов.

Тераты ряда видов *Papaver* неоднократно были описаны в специальной литературе (Tassi, 1858; Masters, 1869; Schilberszky, 1892; Carano, 1911; Vuillemin, 1916; Penzig, 1921—1922; Rainio, 1929b, и др.) и касались не только явлений махровости, но и других аномалий.

Интересно, что для ряда видов *Papaver (P. somniferum, P. hybridum, P. nudicaule, P. orientale, P. rhoeas* и др.) были отмечены все переходы от лепестков к тычинкам и от тычинок к плодолистикам, а также различ-

Табл. IX. *Papaver orientale* L. Строение аномального цветка.

а—н — зеленые листья с лепестковидными (окрашенными) участками; *о—с* — зеленые листочки и плодолистики с аномальными рыльцами; *т—ф* — зеленые листочки с рыльцами и пыльниками; *х, ц* — зеленые листочки с пыльниками; *ч—ю* — тычинки с лепестковидными придатками; *ы* — часть оси цветка с аномальной коробочкой и отделившимися плодолистиками; *я* — тычинка. (Ориг.).

ные видоизменения гинецея и множество других структурных особенностей (Маевский, 1886; Чистяков, 1871; Eichler, 1875; Коновалов, 1952; Полухина, 1947, и др.).

Отмеченные явления махровости, свойственные представителям Rhoeadales по характеру своих аномальных структурных изменений цветка, весьма сходны с таковыми у Ranales. Это обстоятельство не является неожиданным, так как оба порядка в филогенетическом отношении в известной степени связаны между собой.

Укажем, что среди аномалий, наблюдающихся у видов рода *Papaver*, встречаются и другие случаи махровости, а именно: петализация плодолистиков и сегментация лепестков (Moquin-Tandon, 1841) и др. Не отмечена пролификация цветка, возможность которой, впрочем, не исключена.

По аналогии с Ranales махровость Макоцветных, имеющая характер петализации тычинок, может рассматриваться в качестве реверсии к многочленным цветкам предков Rhoeadales. Вопреки заключениям Декандоля (De Candolle, 1841) и других авторов, происхождение лепестков у маков из тычинок некоторыми исследователями оспаривается (Leinfellner, 1954а, 1954б).

Значительное число терат, многие из которых встречаются наряду с нормальными особенностями различных видов, отмечено для крупного порядка Rosales.

В связи с обширным числом родов и видов, составляющих только одно семейство этого порядка — Rosaceae, ограничимся лишь рассмотрением некоторых его представителей.

Как и двум предыдущим порядкам, Rosales свойственны в некоторой степени явления махровости цветка, а также и апеталии. В этом отношении особенно показательны роды: *Pyrus* L., *Malus* Mill., *Crataegus* L., *Rosa* L., *Prunus* Mill., *Amygdalus* L., *Cerasus* Juss., *Padus* Mill., *Persica* Mill. и *Rubus* L.

Род **Pyrus** L. — **Груша.**

Ряду видов этого рода, представители которого встречаются в СССР как в диком состоянии, так и в культуре, свойственны уклонения в строении цветка, которые должны быть отнесены к случаям махровости или же безлепестности. Так, например, у некоторых культурных сортов груши обыкновенной (*P. communis* L.), разводимой в СССР во многих районах, встречаются формы, имеющие увеличенное (против нормы) число лепестков.

Подобные формы были описаны в литературе (Рубцов, 1937). Аналогичные уклонения встречаются и у других видов. Так, у *P. ussuriensis* Maxim. (груша уссурийская), произрастающей в парке Ботанического института АН СССР, были обнаружены в цветках некоторые признаки махровости. Впоследствии, изучая более подробно цветки этой груши у тех же экземпляров, мы нашли значительное число указанных уклонений (табл. 13).

Из табл. 13 видно, что $^2/_3$ цветков оказались с 5 нормальными лепестками, часть с увеличенным их числом и только 5% с более значительной степенью махровости.

Другие виды *Pyrus*, произрастающие в СССР, также, видимо, имеют подобные описанным уклонения в строении цветков, однако точными данными здесь мы не располагаем. Отметим только, что у своеобразного вида груши — *P. serotina* Rehd., культивируемой в Талыше (Азербай-

Таблица 13

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Pyrus ussuriensis* Maxim.

Место наблюдения	С 5	С 5—7	С 8—9	С 10—11
	лепестками			
Ленинград, парк Ботанического института АН СССР	60	25	10	5



Рис. 10. *Papaver orientale* L. Полумахровый цветок. (Фот. Е. В. Синельникова).

джанская ССР), нам пришлось видеть как полумахровые, так и лишенные лепестков цветки.

Для *Pyrus* общеизвестны тераты, описанные под названием «вегетативная груша» (Мичурин, 1940; Коновалов, 1952). «Плоды» этой своеобразной формы являются следствием разрастания оси и одновременно представляют своеобразный пример пролификации.

Род **Malus** Mill. — **Яблоня.**

Махровость, или безлепестность, цветка свойственны и яблоне. Так, у обыкновенной яблони лесной (*M. silvestris* Mill.), кроме обычных 5 лепестков, в цветках имеются добавочные лепестки, создающие картину махровости. Это можно видеть, просматривая массовый материал, собранный с цветущих деревьев.

Совершенно та же картина имеет место и у других видов *Malus*. Например, рассмотрение большого числа цветков некоторых культурных сортов *M. domestica* Borkh. показывает, что среди нормальных имеются цветки с увеличенным против нормы числом лепестков.

Изучение цветущих яблонь дало следующий материал (табл. 14).

Таблица 14

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Malus domestica* Borkh. (культурные сорта)

Место наблюдения	С 5	С 6—7	С 8—9	С 10—11	С 12—13	С 14—15
	лепестками					
Ленинградская обл., Приозерский р-н, окр. с. Отрадное	55.6	35.4	8.0	0.0	0.9	0.1

Приведенные данные табл. 14 (на основе анализа 1000 цветков) свидетельствуют о том, что нормальные цветки (с 5 лепестками) составляют более половины, а остальная часть приходится на цветки, в той или иной степени несущие признаки махровости. Различные уклонения (в сторону махровости) в структуре цветков отмечены нами для *M. orientalis* Uglitzkich, распространенной на Кавказе; для *M. Niedzwetzkyana* Dieck., собранной в садах Зуванта (Талыш, Азербайджанская ССР); для *M. turkmenorum* Juz. et Pop., встречающейся в Копет-Даге (Туркменская ССР); для *M. cerasifera* Spach, культивируемой в парке Ботанического института АН СССР, и для некоторых других видов.

Махровые и полумахровые формы яблонь давно известны в садоводстве. Так, для яблони пурпурной [*M. purpurea* (Barbier) Rehd.], считающейся гибридом между *M. Niedzwetzkyana* и *M. atrosanguinea*, описана форма с полумахровыми цветками под названием f. *aldenhanemsis* (Gibbs.) Rehd., в частности культивируемая в СССР на Лесостепной станции в Орловской области.

Махровые формы описаны (Schneider, 1906—1912) также для *M. spectabilis* (Ait.) Borkh., *M. baccata* (L.) Borkh., *M. coronaria* (L.) Mill., *M. joensis* (Wood) Britt., *M. pumila* Mill. и др.

Интересно отметить, что как для *Pyrus*, так и для *Malus* известны безлепестные формы. Так, по экземплярам из Павловска (Ленинградская обл.) и других пунктов можно судить, что безлепестные формы яблони не являются редкостью. В литературе указывается, что безлепестные формы имеются у *M. pumila* Mill. Одна из таких форм известна под названием f. *apetala* (Muench) C. K. Schneid. Другая форма гибридной природы описана Е. С. Черненко (1953).

Следует указать, что у яблони также найдены «плоды», подобные «вегетативной груше» (Нестеров, 1950; Скоров, 1950).

Род **Crataegus** L. — **Боярышник.**

Среди многих видов этого рода, дикорастущих и культивируемых в СССР, нередко встречаются различные махровые и полумахровые формы боярышника (рис. 11).

Нам приходилось видеть некоторую степень махровости (умножение числа лепестков за счет петализации тычинок) у следующих видов: *C. sanguinea* Pall., *C. pentagyna* Waldst. et Kit., *C. pontica* C. Koch, *C. oxyacantha* L. и др.

По литературе также (Schneider, 1906—1912) известно, что махровые цветки встречаются у многих видов *Crataegus*, а именно: у *C.sanguinea* Pall., *C. oxyacantha* L., *C. monogyna* Jacq. и др.

Картина морфологической структуры махровых цветков *Crataegus* иллюстрирует явления петализации тычинок (табл. X, *4*).

Род **Rosa** L. — **Шиповник (роза).**

Ряд видов этого рода издавна послужил для создания многочисленных садовых сортов роз, махровость цветка которых в подавляющем большинстве случаев является весьма совершенной.

Многим дикорастущим в СССР шиповникам, равно как и видам, интродуцированным из различных стран, свойственна ясная тенденция к увеличению числа лепестков за счет петализации тычинок (табл. X, *2*). Так, для *R. multiflora* Thunb. известна f. *platyphylla* Thory — махровая роза, послужившая для выведения культурного сорта *Crimson Rambler* (Сааков, 1954). Для этого же вида приводятся и другие формы с махровыми цветками.

Махровые сорта есть у видов *R. Wichuraiana* Crep. ex Desegl., *R. arvensis* Huds. и *R. chinensis* Jacq. Последний вид (по Саакову, 1954) следует считать родоначальником многочисленных гибридных махровых сортов роз.

Большое число махровых форм известно для *R. Banksiae* R. Br., *R. rugosa* Thunb. и многих других видов (Маевский, 1886).

Обыкновенная в СССР *R. acicularis* Lindl., равно как и *R. cinnamomea* L., также дает махровые и полумахровые формы. Подобные же формы известны для *R. foetida* Herrm. [var. *persica* (Lam.) Rchd.]; *R. gallica* L., которая, так же, как и *R. sinensis*, является родоначальницей многих махровых сортов; *R. damascena* Mill. [f. *trigintipetala* (Dieck) R. Keller] и др.

Махровость цветков различных видов и сортов роз имеет характер петализации (табл. X, *2*). Иногда, однако, наблюдаются переходы между чашелистиками и лепестками, а также тычинками. Эти переходы носят своеобразный характер повторяющихся серий в связи с явлениями пролификации (табл. XI).

Часто встречающаяся в СССР *R. canina* L. также образует цветки с заметными признаками махровости.

Нам привелось изучить строение цветков некоторых среднеазиатских роз — *R. Beggeriana* Schrenk и *R. Fedschenkoana* Rgl.

Наиболее подробно был изучен шиповник Федченко, в изобилии встречающийся в горах Средней Азии, в частности на Туркестанском хребте (заповедник Гуралаш).

Этот весьма полиморфный вид, образующий множество разностей с своеобразными по строению плодами, довольно часто имеет цветки с зачатками махровости (табл. 15).

На основе анализа 1000 цветков шиповника Федченко видно, что у них имеются добавочные лепестки, причем полумахровые цветки (от 6 до 12 и более лепестков) составляют 42% (табл. 15).

Особенности строения полумахровых цветков свидетельствуют о петализации тычинок.

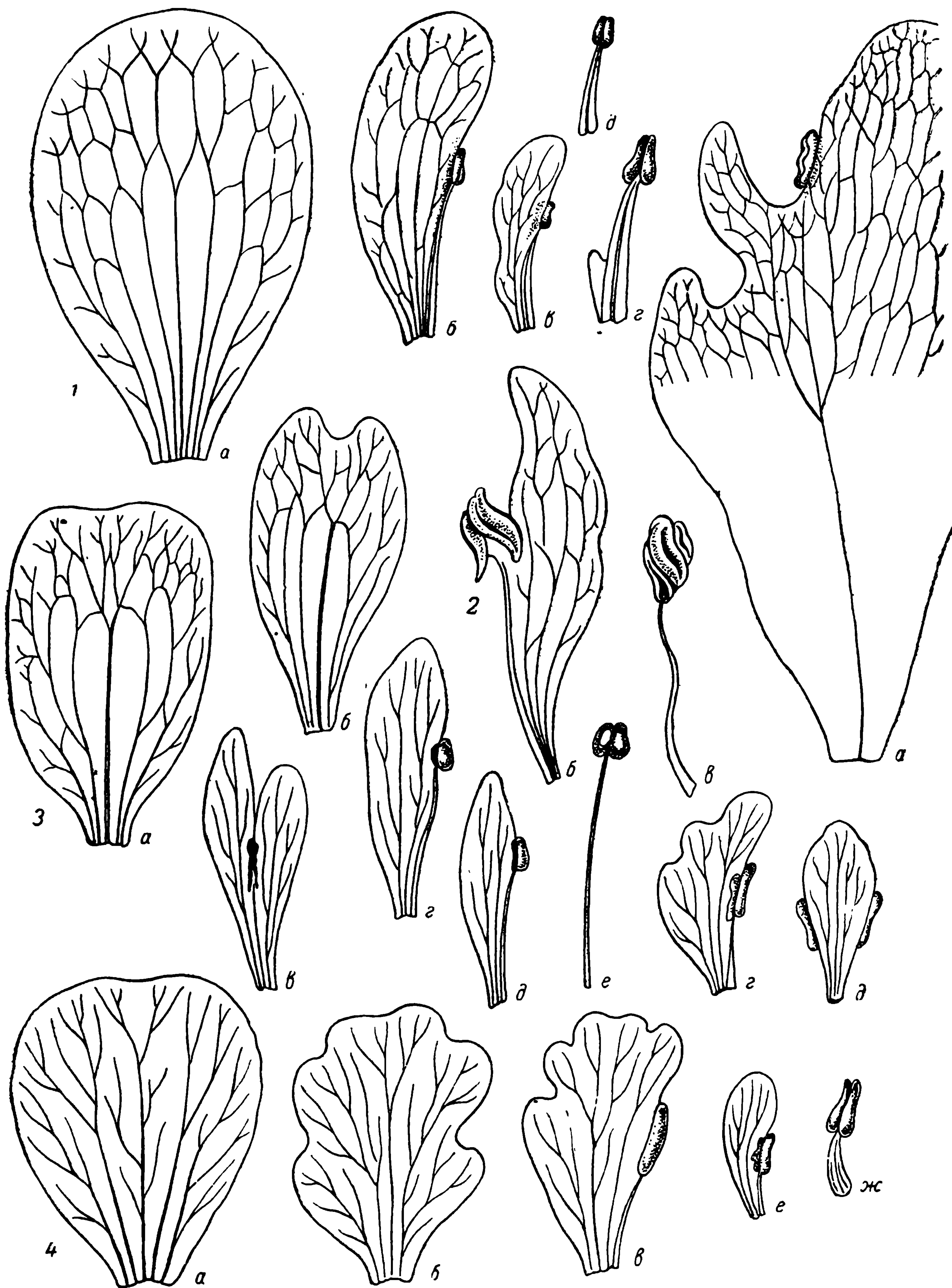


Табл. X.

1 — *Rubus arcticus* L.: *а* — лепесток, *б*, *в* — переходы от лепестков к тычинкам, *г*, *д* — тычинки
2 — *Rosa* sp. (один из культурных сортов): *а*, *б* — аномальные лепестки с недоразвитыми пыльниками, *в* — тычинка; *3* — *Cerasus vulgaris* Mill.: *а*, *б* — лепестки, *в*—*д* — переходы от лепестков к тычинкам, *е* — тычинка; *4* — *Crataegus* sp. (махровый декоративный сорт): *а*, *б* — лепестки, *в*—*е* — переходы от лепестков к тычинкам, *ж* — тычинка. (Ориг.).



Рис. 11. *Crataegus* sp. Садовая махровая форма (Фот. Е. В. Синельникова).

Таблица 15

Количество нормальных и аномальных (полумахровых) цветков (в %) у *Rosa Fedschenkoana* Rgl.

Место наблюдения	С 5	С 6—7	С 8—9	С 10—11	С 12—13 и более
	лепестками				
Туркестанский Хребет, заповедник Гуралаш	58.0	32.0	5.0	2.5	2.5

Род **Prunus** Mill. — **Слива.**

Как и многие другие растения из сем. *Rosaceae*, виды слив нередко образуют махровые цветки.

Формы с махровыми и полумахровыми цветками известны для следующих видов *Prunus*: *P. spinosa* L. (терн) — f. *plena* West; *P. domestica* L. (слива обыкновенная), а также *P. divaricata* Led. (алыча).

У алычи согдийской (*P. sogdiana* Vass.), произрастающей в пределах Ферганского хребта (зап. Тянь-Шань) и имеющей множество форм, различающихся по окраске и другим особенностям плода, изредка попадаются цветки с петализованными тычинками.

То же можно сказать и о *P. ferganica* Lincz. et Kost., являющейся спонтанным гибридом *P. divaricata* и *Amygdalus ulmifolia* (Franch.) M. Pop. и произрастающей в субальпийском поясе Ферганского хребта.

Род **Amygdalus** L. — **Миндаль.**

В литературе (Дер. и куст. СССР, т. III, 1954) указано, что у *A. triloba* (Lindl.) Ricker (*Prunus triloba* Lindl.), происходящем из Китая, имеется f. *plena* Dipp. с махровыми цветками.

Род **Cerasus** Juss. — **Вишня.**

Среди видов вишни издавна известны садовые (японские и китайские) махровые формы. У некоторых представителей рода *Cerasus* из состава флоры СССР в ряде случаев также намечается известная степень махровости. Так, у *C. avium* (L.) Moench (черешни) есть f. *plena* C. K. Schneid. Аналогичные махровые и полумахровые формы имеются у вишни обыкновенной (*C. vulgaris* Mill.): f. *plena* — полумахровая и f. *rhexii* Kirchn. — махровая.

У махрового экземпляра вишни обыкновенной, растущей в парке Ботанического института АН СССР (рис. 12), мы обнаружили следующую картину махровости цветков (табл. X, *3*). Здесь, как и во многих других случаях, имеет место частичная или полная петализация тычинок. У некоторых цветков той же вишни, кроме указанных явлений, иногда наблюдалась центральная пролификация, выражающаяся в замене элементов гинецея небольшой розеткой зеленых листьев.

Та или иная степень махровости свойственна и другим видам вишни.

Род **Padus** Mill. — **Черемуха.**

Среди садовых форм черемухи имеются махровые, а именно: f. *plena* C. K. Schneid.

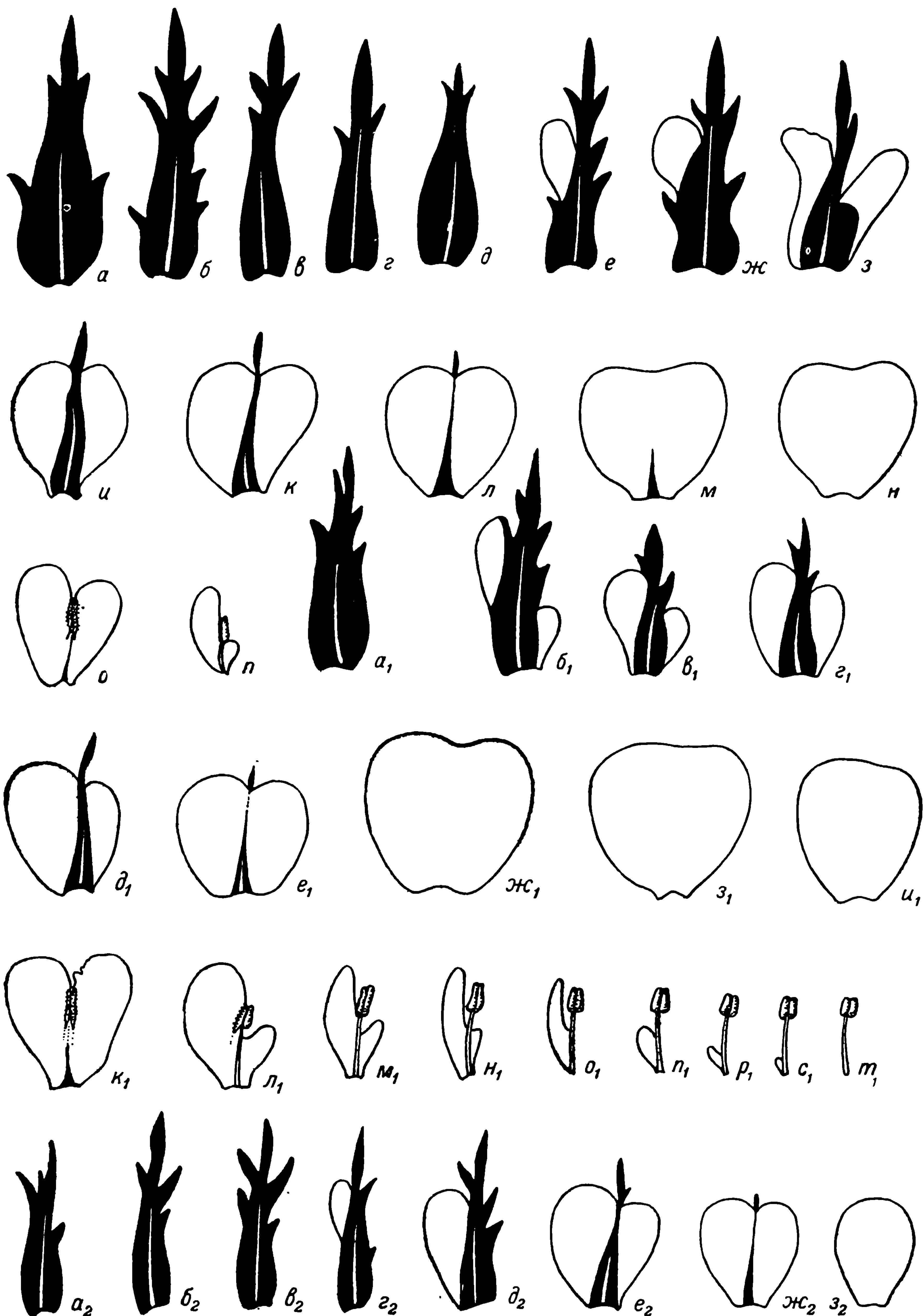


Табл. XI. *Rosa* sp. (один из культурных сортов).

а—*д* — чашелистики; *е*—*л* — переходы от чашелистиков к лепесткам; *м*, *н* — лепестки; **о**, **п** — переходы от лепестков к тычинкам; $а_1$ — зеленый лист типа чашелистика; $б_1$—$е_1$ — переходы от чашелистиков к лепесткам; $ж_1$—$л_1$ — переходы от лепестков к тычинкам; $м_1$ — $с_1$ — тычинки с лепестковидными придатками; $т_1$ — тычинка; $а_2$ — $в_2$ — зеленые листья типа чашелистиков; $г_2$—$ж_2$ — переходы от чашелистиков к лепесткам; $з_2$ — лепестки. (Ориг.).

Род **Persica** Mill. — **Персик.**

У ряда культурных сортов персика отмечены формы с махровыми цветками. Так, у *P. vulgaris* Mill. известны: f. *duplex* Rehd. — с махровыми розовыми цветками, f. *camelliiflora* Dipp. — с полумахровыми темно-красными цветками, f. *dianthiflora* Dipp. — с полумахровыми розовыми цветками, f. *albo-plena* C. K. Schneid. — с махровыми белыми цветками, f. *magnifica* C. K. Schneid. — с махровыми светло-красными цветками и f. *versicolor* Voss. — с полумахровыми белыми, красными и полосатыми (пестрыми) цветками (Дер. и куст. СССР, т. III, 1954).

Род **Rubus** L. — **Малина, ежевика и др.**

Из числа представителей этого рода явления махровости типа петализации тычинок свойственны малине, ежевике, морошке и поленике. У особей последнего вида (*Rubus arctica* L.), доставленных нам Л. Б. Ланиной с Печоры (Якша), махровость цветков была довольно отчетливо выражена и имела следующий характер (табл. X, *1*).

Кроме перечисленных Розоцветных, полумахровые цветки встречаются также у видов других родов, а именно: *Mespilus* L., *Fragaria* L., *Potentilla* L., *Comarum* L., *Geum* L., *Dryas* L. и мн. др.

Рассмотренные примеры показывают, что у ряда представителей сем. *Rosaceae* явления махровости носят такой же характер (петализация

Таблица 16

Проявление махровости у различных родов сем. *Rosaceae*

Название рода	Аномальная махровость	Полумахровые и махровые садовые формы и сорта
Pyrus L.	Отмечена у некоторых видов.	Изредка отмечены для некоторых культурных сортов.
Malus Mill.	Отмечена у значительного числа видов.	Часто встречаются у некоторых культурных сортов.
Crataegus L.	Отмечена у значительного числа видов.	Часто встречаются у ряда культурных сортов.
Rosa L.	Отмечена у значительного числа видов.	Весьма часто встречаются у большинства культурных сортов.
Prunus Mill.	Отмечена у некоторых видов.	Встречаются у культурных сортов.
Amygdalus L.	Отмечена у некоторых видов.	Изредка встречаются у культурных сортов.
Cerasus Juss.	Отмечена у значительного числа видов.	Часто встречаются у культурных сортов.
Padus Mill.	Весьма редко наблюдается у черемухи обыкновенной.	Есть один сорт черемухи с махровыми цветками.
Persica Mill.	Отмечена у обычных форм персика.	Встречаются у ряда культурных сортов.
Rubus L.	Отмечена у ряда видов.	—
Mespilus L.	Отмечена у обыкновенной мушмулы.	Изредка встречаются у культурных сортов.
Cydonia Mill.	Отмечена у обыкновенной айвы.	Изредка встречаются у культурных сортов.
Fragaria L.	Отмечена у обыкновенной земляники.	—
Potentilla L.	Отмечена у ряда видов.	—
Dryas L.	Отмечена у дриады точечной.	—
Geum L,	Отмечена у гравилата обыкновенного.	Имеются у культивируемых декоративных форм гравилата.

тычинок), как и у двух предыдущих порядков (Ranales и Rhoeadales). Следовательно, потенциальная возможность для проявления признака махровости, нередко не обнаруживаемого или находящегося в скрытом состоянии, должна быть признана довольно обычной как для дикорастущих растений, так в особенности и для культурных форм.

Наличие элементов махровости у различных представителей *Rosaceae* может быть иллюстрировано следующими данными (табл. 16).



Рис. 12. *Cerasus vulgaris* Mill. Махровая садовая форма. (Фот. Е. В. Синельникова).

Данные табл. 16 показывают, что у всех перечисленных родов растений аномальная махровость нередко имеет место, а у некоторых тенденция к махровости использована для создания своеобразных декоративных сортов. Кроме того, эти же данные свидетельствуют о том, что при морфологической характеристике отдельных видов указанных родов аномальная махровость должна быть учтена, поскольку она характеризует структуру цветка.

Из приведенного выше видно, что тераты типа махровости не являются чем-то совершенно исключительным, но представлены у растений довольно часто. Будучи вызваны воздействием определенных условий в момент развития цветка, тераты оказываются закрепленными в потомстве, используются в практике декоративного садоводства и, следовательно, имеют формообразовательное значение.

Махровость (в самых различных ее проявлениях) не является единственной особенностью, повторяющейся у ряда видов сем. *Rosaceae*. Можно

указать, что наряду с махровостью у многих Розоцветных довольно закономерно наблюдаются такие аномалии, как пролификация и фасциация. Например, вполне однотипный характер эти явления носят у ряда видов следующих родов: *Pyrus*, *Malus*, *Sorbus*, *Rosa*, *Geum* и мн. др.

Явления махровости нередко оказываются связанными с изменениями окраски тех частей цветка, которые появляются в результате петализации тычинок. Известно, например, что махровые цветки яблони обычно имеют более сильную розовую окраску тех лепестковидных образований, которые заменяют собой тычинки. Иногда весь махровый цветок получает более интенсивную окраску венчика, чем та, которая характерна для нормальных цветков. Это явление, видимо, является результатом нарушения нормальных биохимических и физиологических процессов, свойственных растению. Так, например, в тех или иных частях растений, подвергшихся ненормальному развитию, почти всегда накапливается гораздо больше антоциана, чем у нормальных растений. Иногда, впрочем, наблюдается и обратная картина.

В связи с тем, что изменения в окраске цветков некоторых видов сем. *Rosaceae* в какой-то степени связаны с возникновением аномалий, целесообразно посмотреть, как этот признак окраски изменяется вообще в пределах указанной группы растений.

Касаясь окраски венчика у некоторых *Rosaceae*, мы можем указать на ряд следующих фактов (табл. 17).

Таблица 17

Изменчивость окраски цветка у некоторых представителей сем. *Rosaceae*

Название рода	Окраска лепестков			
	белая	розовая	малиновая	пурпуровая
Pyrus L.	●	◐	○	○
Malus Mill	●	●	●	◐
Crataegus L.	●	◐	◐	○
Rosa L.	●	●	●	●
Prunus Mill.	●	◐	○	○
Amygdalus L.	◐	●	◐	○
Cerasus Juss.	●	◐	◐	○
Padus Mill.	●	◐	○	○
Persica Mill.	◐	◐	●	◐
Mespilus L.	●	◐	○	○
Cydonia Mill.	◐	●	◐	◐

Знаком ● обозначена окраска лепестков цветка, наиболее типичная для большинства видов рода, а знаком ◐ — не всегда встречающаяся; знак ○ обозначает отсутствие окраски.

Из табл. 17 видно, что у растений, нормально имеющих белые лепестки, иногда встречаются формы с розовыми, малиновыми и даже пурпуровыми венчиками. Наоборот, у видов, обладающих розовыми или малиновыми цветками, есть уклонения в сторону венчиков белой окраски.

Нечто подобное можно наблюдать и в окраске плода перечисленных родов.

Все эти, а также другие сопоставления, дают право заключить, что в изменчивости отдельных видов (в том числе и в возникновении аномалий)

имеет место известный параллелизм. На это явление в свое время обратил внимание еще Дарвин, а впоследствии развил и обосновал Н. И. Вавилов (1935) под названием «закон гомологических рядов» наследственности и изменчивости растений.

Кроме того, мы можем констатировать, что у растений, подвергшихся действию культуры, наблюдается значительно большее число форм, в структуре которых использованы те или иные особенности типа аномалий. Это явление следует считать достаточно закономерным и находящим свое рациональное объяснение.

Выше был рассмотрен ряд примеров, характеризующих наличие уклонений в строении цветка для основных семейств порядков Ranales и Rhoeadales, помещаемых многими исследователями в основание филогенетических систем. Мы также проанализировали детали аномальной структуры цветка порядка Rosales, нередко находящего себе место, так сказать, на средних уровнях некоторых филогенетических построений. Ниже необходимо затронуть еще несколько систематических групп растений, или венчающих многие современные филогенетические системы (*Compositae*), или же представляющих собой дериватные группы (*Gramineae*), эволюция которых связана с упрощением морфологической структуры.

В пределах *Compositae* мы ограничимся только лишь несколькими примерами, которые могут служить иллюстрацией некоторых закономерностей, наблюдающихся при возникновении аномалий в строении соцветий-корзинок. Часть из них должна быть отнесена к группе фактов, характеризующих так называемую ложную махровость у *Compositae* («радиатные» формы), а часть — к противоположным явлениям, выражающимся в утере язычковых цветков («дискоидные» формы).

Род **Bellis** L. — **Маргаритка.**

Маргаритка (*Bellis perennis* L.) дико встречается в СССР и широко распространена в культуре. У нее есть формы как с простыми, так и «махровыми» корзинками. Последние свойственны многим декоративным сортам, различающимся то почти полной, то частичной махровостью.

Род **Calistephus** Cass. — **Каллистефус (китайская астра).**

Это общеизвестное декоративное растение, носящее в садовой практике название «китайская астра» [*Callistephus chinensis* (L.) Nees] и происходящее из восточной Азии, распространено в культуре во множестве сортов. Исходные формы этого вида имеют один ряд язычковых цветков и множество трубчатых, расположенных в центре корзинки. Многочисленные сорта китайской астры распадаются на группы, среди коих известны, во-первых, так называемые розовидные и пеоновидные и, во-вторых, венечные астры. У первых почти все или все цветки имеют вид язычков (нередко различной формы и величины), а у вторых язычковые цветки отсутствуют полностью и заменены несколько увеличенными трубчатыми. Полностью лишенный язычковых цветков сорт китайской астры носит название «трубчатая астра Рейда». Таким образом, у *Callistephus chinensis* мы имеем как радиатные формы (в том числе и все «махровые» сорта), так и типичные дискоидные.

Род **Aster** L. — **Астра.**

У одного из видов этого рода, а именно у астры альпийской (*Aster alpinus* L.), типичная форма имеет один ряд язычковых цветков по краю

цветоложа и многочисленные трубчатые цветки в центре корзинки. Изредка встречается f. *discoidea* только с одними трубчатыми цветками. В культуре известны «махровые» разности астры альпийской, обладающие 2—3 и более рядами язычковых цветков.

Род **Galatella** Cass. — **Солонечник.**

У *Galatella punctata* Lindl., корзинки которой обычно имеют язычковые краевые цветки, изредка наблюдается var. *discoidea* Lallem., полностью лишенная язычковых цветков. Аналогичная форма есть также у *G. glabra* Novopokr., *G. divaricata* (M. B.) Novopokr. и других видов рода.

Род **Linosyris** Cass. — **Грудница.**

Все виды этого рода, обитающие в СССР, имеют корзинки, в противоположность *Galatella*, без язычковых цветков, но у *L. divaricata* (Fisch.) DC. отмечена var. *radiata* Trautv., обладающая корзинками с язычковыми цветками.

Род **Inula** L. — **Девясил.**

Все виды этого рода имеют в корзинках краевые язычковые цветки. Однако для *I. britannica* L. известна var. *discoidea* Tausch, у которой язычковые цветки отсутствуют.

Род **Helianthus** L. — **Подсолнечник.**

Обычные формы подсолнечника (*Helianthus annuus* L.), широко культивируемые в СССР, обладают корзинкой с одним рядом язычковых цветков. В декоративном садоводстве известны сорта подсолнечника, обладающие как «полномахровыми» корзинками, состоящими только из язычковых цветков (var. *californicus* hort.), так и формы, полностью их лишенные, но с трубчатыми цветками, несколько увеличенными в своих размерах (var. *globosus fistulosus* hort.).

Род **Bidens** L. — **Череда.**

Двум видам этого рода, распространенным в СССР, свойственны корзинки, имеющие или только трубчатые цветки, или трубчатые и язычковые (краевые). Так, для *B. cernuus* L. наиболее характерной является безъязычковая форма (f. *discoideus* DC.), однако среди обычных экземпляров череды поникающей встречаются особи, имеющие язычковые цветки (f. *radiatus* DC., var. *radiatus* Led., var. *coreopsides* Dumort.). Аналогичная форма есть и у *B. tripartitus* L. — череды обыкновенной. Эта форма известна под названием f. *radiatus* Beck.

Род **Tagetes** L. — **Бархатцы.**

В культуре широко известны два вида бархатцев, а именно: бархатцы прямостоячие (*Tagetes erecta* L.) и б. поникающие (*T. patula* L.). Для *T. patula* известны: f. *simplex* hort. — с корзинкой, имеющей один ряд язычковых цветков; f. *plena* hort. — с многочисленными язычковыми цветками; f. *fistulosa* hort. — с одними трубчатыми цветками. Аналогичные сорта есть и у *T. erecta*.

Род **Anthemis** L. — **Пупавка.**

Этому роду свойственны растения, корзинки которых в большинстве случаев имеют язычковые цветки. Есть также виды, почти лишенные

язычковых цветков или обладающие весьма короткими язычками (*A. brachyglossa* C. Koch). У *A. tinctoria* L. отмечена var. *discoidea* Vahl, корзинки которой имеют только трубчатые цветки. Такая же форма известна и для *A. altissima* L. (var. *discoidea* A. Grossh.).

Род **Achillea** L. — **Тысячелистник.**

Среди видов *Achillea* встречаются почти безъязычковые или совершенно лишенные язычков формы. Так, у *A. filipendulina* Lam. имеются var. *filicifolia* DC. и var. *Szovitsiana* DC. — оба с весьма короткими язычковыми цветками и var. *leptoclada* DC. — с корзинками почти совсем без язычковых цветков.

Род **Matricaria** L. — **Ромашка.**

Видам этого рода свойственны корзинки, имеющие как трубчатые, так и язычковые (краевые) цветки. Однако среди ромашек встречаются виды, совсем лишенные язычковых цветков. Из растений такого типа следует назвать *M. matricarioides* (Less.) Porter или *M. suaveolens* (Pursh) Buch., занесенную в Европу из Америки и распространившуюся в настоящее время на больших пространствах в СССР, а также *M. aurea* (L.) Boiss., встречающуюся, в частности, на Кавказе.

У первого вида иногда попадаются особи с едва развитыми язычковыми цветками, в чем можно усмотреть возврат к типу большинства видов рода.

Ряд видов рода *Matricaria*, как правило, имеет корзинки с одним рядом язычковых цветков, однако у некоторых форм наблюдается превращение части трубчатых центральных цветков в язычковые. Такого рода аномалию нам пришлось видеть у *M. inodora* L. на Карельском перешейке (Отрадное) у очень большого числа растений. Ближайшее исследование «махровых» особей показало, что в их корзинках присутствует какой-то гриб. «Махровые» сорта *M. inodora* L. известны в декоративном садоводстве.

Род **Chamaemelum** Vis. — **Хамемелюм.**

В СССР встречается *Ch. disciforme* (C. A. M.) Vis., корзинки которого не имеют язычков, однако у этого вида есть f. *radiatum* D. Sosn., распространенная на Кавказе и имеющая язычковые цветки.

Род **Leucanthemum** DC. — **Поповник.**

У растений, свойственных этому роду, корзинки, как правило, имеют язычковые цветки. Тем не менее у некоторых особей, например у *L. vulgare* Lam. (*Chrysanthemum leucanthemum* L.) — поповника обыкновенного, наблюдаются уклонения: есть корзинки, лишенные язычков (var. *discoideum* Koch) или, наоборот, с большим числом язычковых цветков.

Кроме того, для указанного вида известны садовые, так называемые махровые формы, трубчатые цветки которых почти целиком превращены в язычковые.

При рассмотрении массового числа корзинок поповника обыкновенного нам удалось установить, что часть растений всегда имеет аномальные язычковые цветки, заменяющие собой трубчатые (табл. 18).

Из табл. 18, составленной на основе анализа 1000 корзинок, видно, что увеличение числа язычковых цветков (от 1 до 10) достигает у *L. vulgare* 90%.

Таблица 18

Количество нормальных и аномальных (с увеличенным числом язычковых цветков) корзинок (в %) у *Leucanthemum vulgare* Lam.

Место наблюдения	Нормальные корзинки	Аномальные корзинки: с 1—2 добавочными язычковыми цветками	с 3—4	с 5—6	с 7—8	с 9—10 и более
Ленинградская обл., окр. с. Большая Ижора	10.0	35.0	24.8	25.2	2.6	2.4

Аналогичная картина свойственна поповнику, или нивяннику сибирскому [*L. sibiricum* D.C. (*Chrysanthemum sibiricum* Turcz.)], обладающему фиолетово-розовыми, светло-фиолетовыми, розовыми или почти белыми язычковыми цветками и распространенному в ряде пунктов европейской части СССР (на известняковых обнажениях), а также в Сибири.

Род **Pyrethrum** (Gaertn.) Boiss. — **Пиретрум.**

Среди обширного числа видов *Pyrethrum*, произрастающих в СССР, часть видов имеет корзинки с язычковыми и трубчатыми цветками, а часть лишь с одними трубчатыми. Из «безъязычковых» форм только на Кавказе произрастает не менее 5 видов.

Рис. 13. *Taraxacum officinale* Wigg. «Клеверная головка». (Фот. Е. В. Синельникова).

Среди видов, обладающих корзинками с различными (трубчатыми и язычковыми) цветками, иногда встречаются формы, лишенные язычковых цветков. Так, например, у *P. balsamita* (L.) Willd. имеется var. *tanacetoides* Boiss., несущая безъязычковые корзинки. У *P. achilleifolium* M. B. имеется var. *discoideum* Bess., также с корзинками без язычковых цветков. Наоборот, у видов, не обладающих язычковыми цветками, иногда попадаются особи с недоразвитыми язычками [*P. vulgare* (L.) Boiss. — *Tanacetum vulgare* L.].

Для широко распространенного в культуре декоративного *P. parthenium* Sm. известно несколько садовых форм радиатного и дискоидного типов. Из них отметим f. *flore pleno* hort. и var. *plenissima* hort. — с корзинками, состоящими почти целиком из одних язычковых цветков; f. *aureum* hort. — с короткими язычковыми и увеличенными трубчатыми цветками; f. *flosculosum* hort. — с одними трубчатыми цветками.

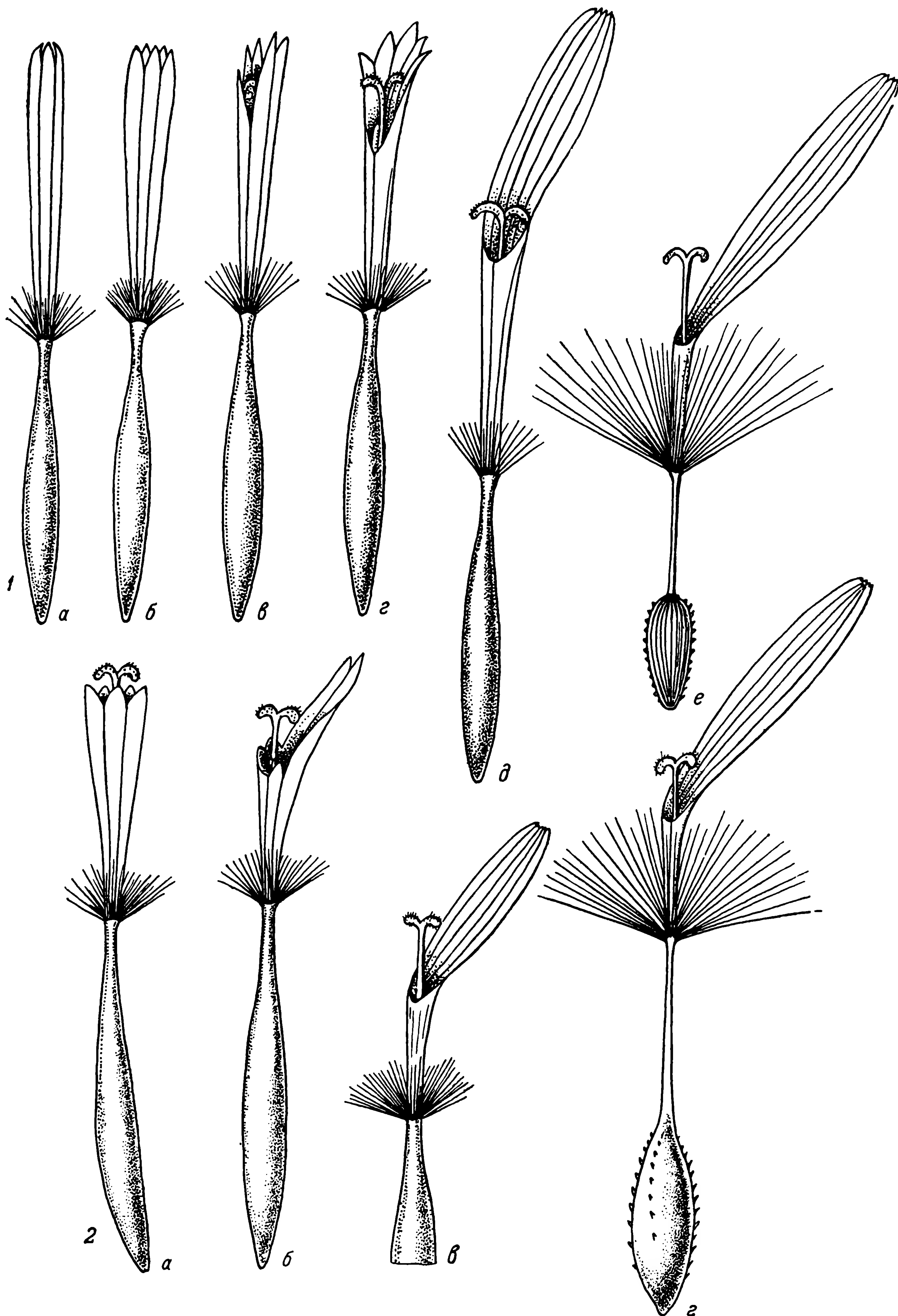


Табл. XII.

1 — *Taraxacum officinale* Wigg. («клеверная головка»): *а*, *б* — аномальные трубчатые цветки, *в*; *г* — переходы от трубчатых цветков к язычковым, *д* — аномальный язычковый цветок, *е* — нормальный язычковый цветок; *2* — *T. kok-saghyz* Rodin: *а* — аномальный трубчатый цветок, *б* — переход к язычковому цветку, *в* — аномальный язычковый цветок, *г* — нормальный язычковый цветок. (Ориг.).

Род **Senecio — Крестовник.**

Большая часть видов *Senecio* обладает корзинками с язычковыми и трубчатыми цветками, небольшая — только с трубчатыми цветками (*Senecio vulgaris* L.). У некоторых видов [например, у *S. integrifolius* (L.) Cairv.] имеется var. *flosculosus* Trautv., лишенная язычковых цветков. Такая же безъязычковая форма (var. *discoideus* Wimm. et Grab.) есть у *S. Jacobaea* L.

Род **Calendula L. — Ноготки.**

Общеизвестное декоративное растение *Calendula officinalis* L. имеет как «махровые» формы с многорядным расположением язычковых цветков, так и f. *flosculosum* hort. — с одними трубчатыми цветками.

Из приведенных примеров видно, что среди значительного числа представителей сем. *Compositae* наблюдается или полная (а также частичная) утеря язычковых цветков, или, наоборот, увеличение их числа. Большое число подобных превращений дискоидных форм в радиатные (и наоборот) известно не только для дикорастущих видов, но в особенности имеет место у садовых форм. Таким образом, аномальная способность некоторых Сложноцветных образовывать трубчатые цветки вместо язычковых давно использована в практике декоративного садоводства.

Интересно отметить, что из 11 триб сем. *Compositae* в шести (*Astereae*, *Inuleae*, *Heliantheae*, *Anthemideae*, *Senecioninae* и *Calenduleae*) имеются как радиатные, так и дискоидные формы. Зато эти формы редко встречаются у таких триб, как например *Cichorieae*, или у сильно специализированных родов некоторых упомянутых выше триб (например, *Artemisia*). Так, у аномальных экземпляров ряда видов *Taraxacum* Wigg. иногда наблюдается полный или частичный метаморфоз язычковых цветков в трубчатые. Это явление, известное под названием «клеверная головка» (рис. 13) и вызываемое поражением растений вирусом, приводит, например, у *T. officinale* Wigg. и *T. kok-saghyz* Rodin к разнообразным структурным изменениям в строении корзинок и цветков (табл. XII).

Из приведенных иллюстраций видно, что «клеверная головка» одуванчиков (*Liguliflorae*) приобретает ясное сходство с корзинкой представителей подсем. *Tubuliflorae*.

Дискоидная форма (var. *discoideum* Taliev) отмечена также для *Tragopogon majus* Jacq. Таким образом, увеличенное число язычковых цветков у ряда Сложноцветных и обратный метаморфоз язычковых цветков в трубчатые иллюстрируют известный параллелизм в возникновении отдельных признаков, хотя бы и в качестве аномалий (табл. 19).

Из табл. 19 видно, что аналогичные по своему строению аномалии имеются у ряда перечисленных растений, причем амплитуда изменчивости может быть различной.

В некоторых случаях тераты как бы приобретают характер нормы, что особенно типично для культурных сортов некоторых видов упомянутых родов.

Касаясь структурных аномалий корзинки *Compositae*, нельзя пройти мимо еще одного видоизменения ее, нередко возникающего у многих видов самых разнообразных родов. Речь идет о явлениях пролификации отдельных цветков (или участков цветоложа), в результате которых возникают своеобразные зонтиковидные соцветия, заменяющие собой обычную корзинку. Подобные аномалии отмечены для ряда видов Сложноцветных

Пенцигом (Penzig, 1921—1922); для *Calendula* — Ал. А. Федоровым (1950) и Ф. Ф. Лейсле (1953); для *Cichorium inthybus* L. — А. Н. Бекетовым (1877) и И. Н. Коноваловым (1948, 1949); для одуванчика — С. А. Коттом (1941); для *Senecio cruentus* DC. — М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1951) и Ал. А. Федоровым (1950); для *Bellis perennis* L. — Пенцигом (Penzig, 1921—1922), а также многими авторами и для других растений.



Рис. 14. *Calendula officinalis* L. Краевая пролификация корзинки. (Фот. Е. В. Синельникова).

Специально занимаясь изучением этого типа аномалий, имеющих значение для понимания путей возникновения корзинок-антодиев *Compositae* (Федоров, 1950), мы обнаружили, что зонтиковидные тераты, нередко выраженные в различной степени вследствие разного характера пролификации, свойственны следующим Сложноцветным: ноготкам (*Calendula officinalis* L.; рис. 14 и 15), бархатцам (*Tagetes erecta* L. и *T. patula* L.), цинерарии (*Senecio cruentus* DC.; рис. 16), поповнику (*Leucanthemum vulgare* Lam.; рис. 17 и табл. XIII, *1*), подсолнечнику (*Helianthus annuus* L., рис. 18), георгине (*Dahlia variabilis* L.; рис. 19), одуванчику (*Taraxacum officinale* Wigg.; табл. XIV, *2*), кульбабе (*Leontodon autumnalis* L.; табл. XIV, *3*), маргаритке (*Bellis perennis* L.; рис. 20), чертополоху (*Cirsium horridum* Fisch.; табл. XIII, *2*), цикорию (*Cichorium inthybus* L.) и многим другим видам.

Таблица 19

Изменения в структуре корзинок и цветков у некоторых представителей сем. *Compositae* [1]

Название триб сем. *Compositae* и отдельных растений	«Радиатные» формы		«Дискоидные» формы	
	все цветки (или большая их часть) в корзинках язычковые	краевые цветки язычковые, центральные — трубчатые	краевые (язычковые) цветки весьма короткие (или их почти нет), центральные — трубчатые	все цветки в корзинках трубчатые
1	2	3	4	5
Триба *Astereae*				
Bellis perennis L.	Садовые сорта с «махровыми» корзинками.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	—
Callistephus chinensis Nees.	«Розовидные» и «пеоновидные» садовые сорта.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	Трубчатые «венечные» сорта.	Трубчатая «астра» Рейда — садовый сорт.
Aster alpinus L.	Садовая «махровая» форма — f. *plena* hort.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Садовая разновидность — var. *discoideus* hort.
Galatella punctata Lindl.	—	**Обычная форма** — f. *radiata* Novopokr.	—	Var. *discoidea* Lallem.
G. glabra Novopokr	—	**Обычная форма** — f. *radiata* Novopokr.	—	f. *discoidea* Novopokr.
Linosyris divaricata (Fisch.) DC.	—	f. *radiata* Trautv.	—	**Обычная форма** с корзинками, лишенными язычковых цветков.
Триба *Inuleae*				
Inula britannica L.	—	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Var. *discoideus* Tausch.
Триба *Heliantheae*				
Helianthus annuus L.	«Махровая» садовая разновидность — var. *californicus* hort.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Садовая разновидность — var. *globosus fistulosus* hort.
Bidens cernuus L.	—	**Обычная разновидность** — var. *radiatus* DC.	—	Var. *discoideus* DC.
B. tripartitus L.	—	Var. *radiatus* Beck.	—	**Обычная форма** с корзинками, лишенными язычковых цветков.
Tagetes patula L.	«Махровые» садовые сорта — β. *plena* hort.	**Обычная форма** — α. *simplex* hort.	—	Садовая форма γ. *fistolosa* hort.

Триба *Anthemideae*				
Anthemis tinctoria L.	Садовая «махровая» форма.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	Форма с едва заметными язычковыми цветками.	Var. *discoidea* Vahl.
A. altissima L.	—	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Var. *discoideus* Grossh.
Achillea filipendulina Lam.	—	**Обычная форма** с простыми корзинками.	Var. *leptoclada* DC.	—
A. leptophylla M. B.	—	—	**Обычная форма** с короткими язычковыми цветками.	Форма с одними трубчатыми цветками.
Matricaria inodora L.	Садовая форма — f. *flore pleno* hort.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Форма с одними трубчатыми цветками.
M. matricarioides (Less.) *Port.*	—	—	Форма с едва заметными язычковыми цветками.	**Обычная форма** только с трубчатыми цветками.
Chamaemelum disciforme (C. A. M.) Vis.	—	Форма с язычковыми цветками — f. *radiatum* Sosn.	Форма с едва заметными язычковыми цветками.	**Обычная форма** только с трубчатыми цветками.
Leucanthemum vulgare Lam.	Садовая форма с «махровыми» корзинками.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	Форма с едва заметными язычковыми цветками.	Var. *discoidea* C. Koch.
Pyrethrum balsamita (L.) Willd.	—	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Var. *tanacetoides* Boiss.
P. achilleifolium M. B.	—	**Обычная форма** с простыми корзинками.	Форма с едва заметными язычковыми цветками.	Var. *discoideum* Bess.
P. parthenium Sm.	Садовые «махровые» формы: f. *flore pleno* hort. и var. *plenissima* hort.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	Садовая форма — f. *aureum* hort.	Садовая форма — f. *flosculosum* hort.
Триба *Senecioneae*				
Senecio integrifolius (L.) Cairv.	—	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Var. *flosculosus* Trautv.
S. Jacobaea L.	—	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	Var. *discoideus* Wimm. et Grab.
Триба *Calenduleae*				
Calendula officinalis L.	Садовые «махровые» сорта: f. *pleno* hort. и f. *plenissima* hort.	**Обычная форма** с простыми корзинками.	—	—

[1] Полужирным шрифтом отмечены типичные для каждого из приведенных в таблице видов формы.

Весьма интересными оказались детали строения аномальных соцветий *Senecio cruentus*. Не говоря уже о тератах, описанных в свое время М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1951), отметим, что у этого распространеннейшего в культуре растения можно наблюдать, во-первых, целую серию случаев слияния боковых корзинок с корзинкой центральной



Рис. 15. *Calendula officinalis* L. Центральная пролификация корзинки. (Фот. Е. В. Синельникова).

(апикальной), что в конце концов снова приводит к образованию обычной для этого вида одиночной корзинки, и, во-вторых, ряд аномалий с различной степенью пролификации цветоложа и цветков (табл. XV). В том, что процесс слияния (радиальной фасциации) боковых корзинок с центральной корзинкой реально существует, можно убедиться, рассматривая цветоложе некоторых аномальных растений цинерарии (рис. 21). На приведенной фотографии хорошо видно, как к краю апикальной корзинки тесно примыкают боковые корзинки, отличающиеся меньшими размерами, но имеющие каждая свою серию листочков обвертки. О структурных видоизменениях пролифицированных цветков апикальной корзинки дает представление табл. XVI. Здесь интересно отметить почти полное исчезновение семянки и замену ее вторичной осью, фасциацию соседних цветков

(*г*), а также появление истинной махровости в аномальном цветке за счет язычковидной метаморфозы тычинок (*д*).

Аналогичные и другие типы аномалий у *Compositae* описаны многими исследователями (Mecklin, 1850; Петунников, 1862; Reichardt, 1863; Дмитриев, 1905; Barggli, 1911, 1915, 1916, 1917; Фаворский, 1926; Rainio, 1929a, 1929b; Рагимов, 1947; Krausel, 1954, и др.).

Выявлению деталей строения зонтиковидных аномалий, свойственных корзинке различных видов сем. *Compositae*, мы намерены посвятить особую статью. Здесь же укажем, что подобного рода структурные особенности соцветия, как вполне нормальное явление, свойственны, например, кузинии синяковидной (*Cousinia eryngioides* Boiss.) (табл. XIV, *1*) и ряду родов сем. Сложноцветных (*Filago* L., *Leontopodium* R. Br. и др.).



Рис. 16. *Senecio cruentus* DC. Пролифицированная корзинка. (Фот. Е. В. Синельникова).

Вообще говоря, в возникновении указанных аномалий (равно как и в наличии подобных структур у ряда растений в качестве нормы) можно видеть отражение эволюционного процесса становления соцветия типа плейохазия (Small, 1919; Crovatto, 1944; Leonhardt, 1949; Кренке, 1950; Федоров, 1950; Nozeran, 1955).

Интересно указать, что подобные аномалии в структуре соцветий могут быть отмечены и для некоторых близких к *Compositae* семейств. Здесь прежде всего следует отметить, что у некоторых особей *Knautia arvensis* Coult. (*Dipsacaceae*) наблюдаются аналогичные Сложноцветным случаи пролификации головки, обнаруженные нами в 1953 г. у особей этого вида в Ленинградской области. То же самое явление для *Knautia* было отмечно и в литературе (Reichardt, 1868).

Сходные тераты оказались свойственными также *Cephalaria gigantea* (Led.) E. Bobr. из Армении (рис. 22).

Нечто подобное иногда наблюдается и в соцветии некоторых *Campanulaceae* (*Campanula glomerata* L., *Jasione montana* L.) — представителей близкого к Сложноцветным семейства.

Все перечисленные факты свидетельствуют о том, что тераты, подобные описанным выше, появляются в перечисленных семействах не случайно, а подчиняются известным закономерностям. Важно при этом указать, что, по-видимому, этот тип морфогенеза происходит не только в пределах сем. *Compositae*, но свойствен также и другим близким группам растений, причем в появляющихся аномальных структурах соцветий имеются известный параллелизм и преемственность.

Чрезвычайно своеобразный материал, касающийся возникновения аномалий у растений и имеющий значение для познания степени измен-



Рис. 17. *Leucanthemum vulgare* Lam. Пролифицированная корзинка и фасциация стебля. (Фот. Е. В. Синельникова).



Рис. 18. *Helianthus annuus* L. Пролификация апикальной корзинки и частичная фасциация стебля. (Фот. Е. В. Синельникова).



Табл. XIII.

1 — *Leucanthemum vulgare* Lam. Аномальное полузонтиковидное соцветие: *а* — апикальная корзинка, *б—д* —терминальные корзинки; *2* — *Cirsium horridum* Fisch.: *а* — аномальная пролифицированная корзинка, *б—ж*—вторичные корзинки и детали их обверток, *з, и* — пролифицированные цветки, несущие пучки зеленых листьев, *к* — расположение аномальных пролифицированных цветков на цветоложе, *л* — нормальный цветок. (Ориг.).



Табл. XIV.

1 — *Cousinia eryngioides* Boiss. Нормальное соцветие: *а* — апикальная корзинка, *б*—*д* — цветоносы терминальных корзинок; *2* — *Taraxacum officinale* Wigg.: *а* — аномальная пролифицированная корзинка, *б* — то же; *3* — *Leontodon autumnalis* L.: *а* — аномальная пролифицированная корзинка, *б* — вторичная корзинка, возникшая в результате пролификации цветка, *в* — расположение аномального пролифицированного цветка на цветоложе (*1*, *3* — ориг.; *2* — по Котту).

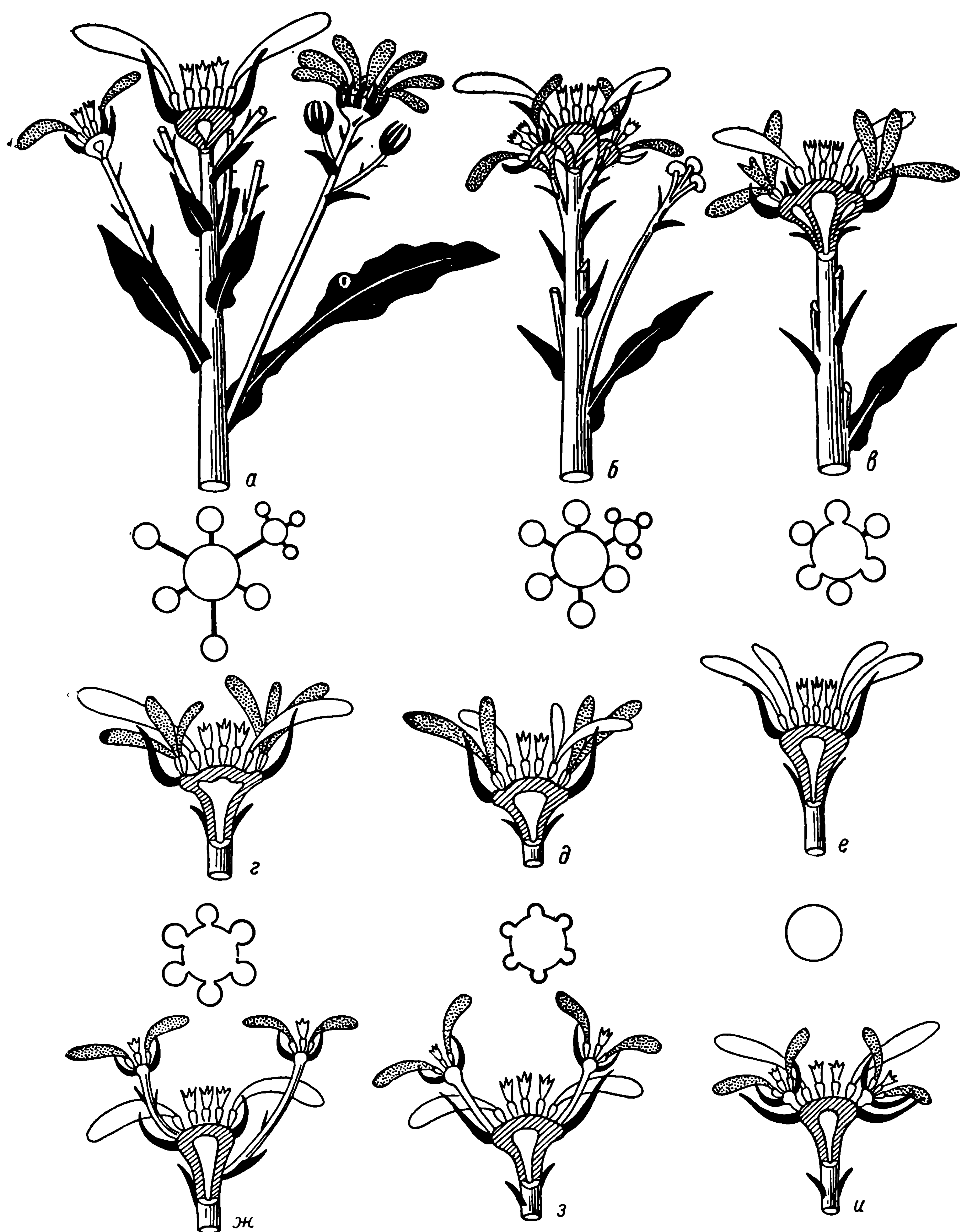


Табл. XV. *Senecio cruentus* DC.

а — нормальное соцветие (плейохазий); *б* — соцветие, отчасти подвергшееся фасциации; *в* — фасциированное соцветие (соседние корзинки слиты); *г*, *д* — корзинки, сохранившие следы фасциации; *е* — нормальная корзинка с увеличенным числом язычковых цветков в результате скрытой фасциации; *ж—и* — пролифицированные корзинки. (Ориг.).



Табл. XVI. *Senecio cruentus* DC.

а — пролифицированный цветок, образовавший вторичную корзинку; *б* — положение этого цветка на цветоложе; *в* — пролифицированный цветок, несущий вторичную корзинку на краю цветоложа; *г* — фасцированные цветки, имеющие слабую степень пролификации; *д* — аномальный махровый цветок с лепестковидно измененными тычинками. (Ориг.).

чивости признаков, а также представляющий интерес для филогенетических построений, дают явления «ветвистости», свойственные растениям, для которых характерны следующие типы соцветий, а именно: колос (многие злаки, *Plantaginaceae*), сережка (Myricales, Juglandales, Fagales, Polygonales, Urticales) и початок (*Zea*, *Calla*).

Аномалии в структуре указанных соцветий, обозначаемые термином «ветвистость», носят в большинстве случаев характер реверсий, и, следовательно, воспроизводят черты строения, свойственные предковым формам. Так, например, «ветвистость» колоса, появляющаяся у растений с внешне простым, но по существу сложным колосом (Злаки), известна для ряда объектов, а именно: пшеницы (Куперман, 1941; Якубцинер, 1950; Фейцаренко, 1951; Панафутина, 1951; А. К. Федоров, 1954; Батыгин, 1952, 1953, 1954; Кириллова, 1954), ржи (Стебут, 1891; Антроповы, 1936; Куперман, 1941; Молотковский, 1950; Никитенко, 1951; Цицин, 1951; Lekczynska, Wioncek, 1954; Сурков, 1955), ячменя (Куперман, 1941, 1950; Насонов, 1950; Латченко и Нищей, 1951; Mathon, 1953a, 1953b), кукурузы (Туманян, 1947; Croizat, 1948; Филов, 1948; Федоров, 1951; Bonnet, 1954; Варсник, 1955), проса (Ростовцева, 1950), элимуса (Цицин и Петрова, 1952), тимофеевки (Ржанова, 1951; Лейсле, 1953), лисохвоста (Лапшин, 1953) и других злаков (Федоров и Батыгин, 1953). Кроме того, ряд растений, также обладающих колосовидными соцветиями, сережками и початками, обнаруживает иногда аномальную ветвистость, как например: горец живородящий — *Polygonum viviparum* L. (Сенянинова-Корчагина, 1953), орех грецкий — *Juglans regia* L. (Manning, 1938; Коровин и Туйчиев, 1948; Шепотьев, 1954), рогоз — *Typha* (John,

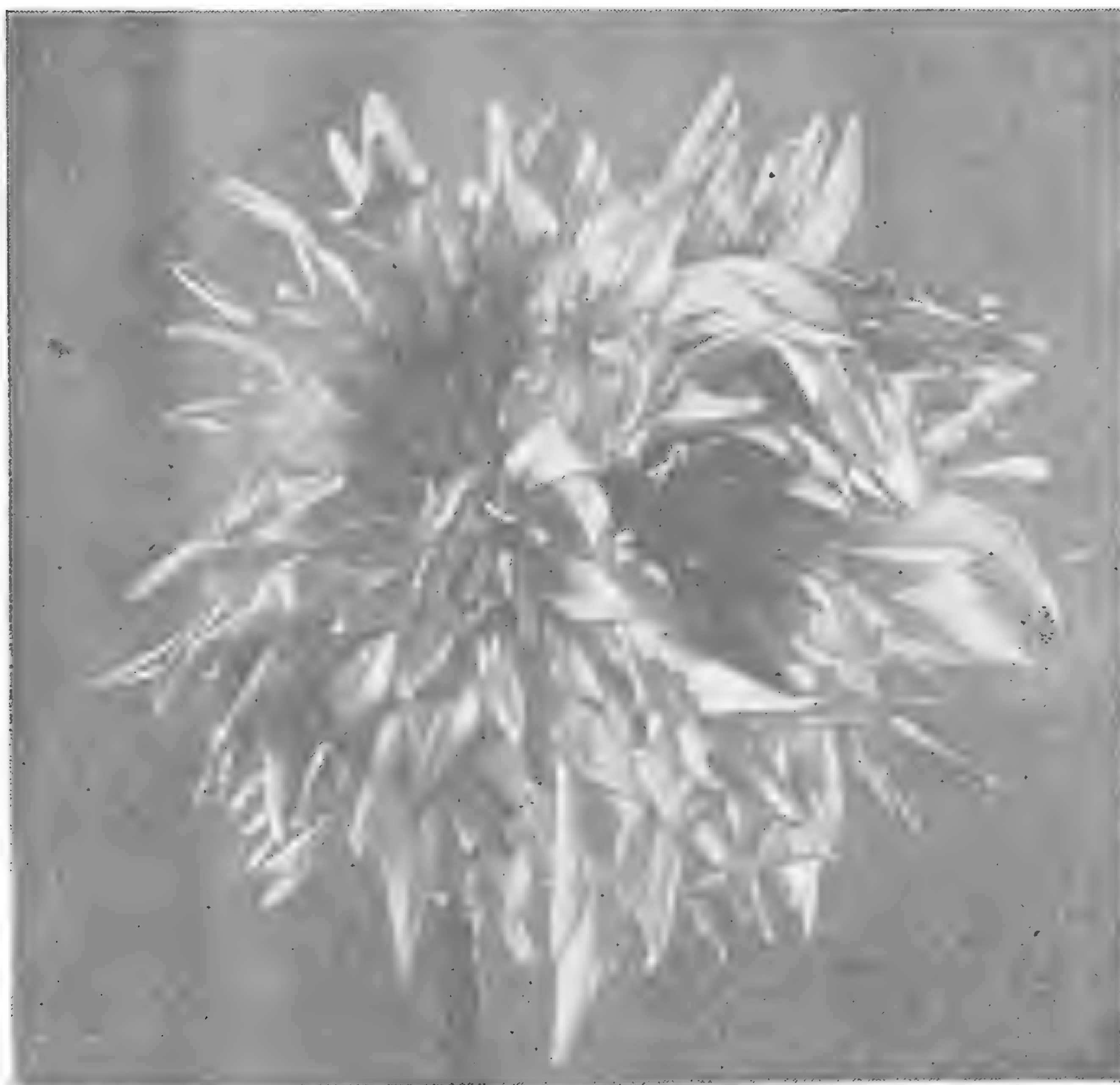


Рис. 19. *Dahlia variabilis* L. Пролификация корзинки. (Фот. Е. В. Синельникова).

1941; Neubauer, 1953), подорожник ланцетный — *Plantago lanceolata* L. (Neubauer, 1953) и мн. др. (Penzig, 1921—1922).

За последнее время нам удалось найти «ветвистые» соцветия у следующих растений: осины [*Populus tremula* L. var. *Davidiana* (Dode) Schneid.], ивы заостренной (*Salix acmophylla* Boiss.) и ивы росистой (*S. rorida* Laksch.),



Рис. 20. *Bellis perennis* L. Краевая пролификация корзинки. (Фот. Е. В. Синельникова).

восковника, или «болотной мирты» (*Myrica gale* L.), дуба каштанолистного (*Quercus castaneifolia* C.A.M), березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh.), ольхи камчатской [*Alnus kamtschatica* (Call.) Kom.], шелковицы белой, или тутовника (*Morus alba* L.), горца змеиного (*Polygonum bistorta* S. Gray), г. кровавокрасного (*P. carneum* C. Koch), г. земноводного (*P. amphibium* L.), осоки заячьей (*Carex leporina* L.), тимофеевки метельчатой (*Phleum paniculatum* Huds.), белокрыльника болотного (*Calla palustris* L.), подорожника наибольшего (*Plantago maxima* Juss.), п. большого (*P. major* L.), п. среднего (*P. media* L.), п. ланцетного (*P. lanceolata* L.), п. высокого (*P. altissima* L.) и некоторых других видов растений (Федоров, 1955).

Эти аномалии имеют настолько закономерный характер, что возникновение их никак нельзя признать случайным явлением, вызванным только

расстройством «механики» роста зачатков соцветий. Наоборот, все факты «ветвистости» соцветий перечисленных выше видов растений хорошо укладываются в теоретическую или фактическую схему строения соцветий уже вымерших предков (*Comptonia—Myrica*) или имитируют структуры, свойственные некоторым ныне живущим представителям других родов (*Polygonum—Eriogonum*; *Calla—Anthurium*).



Рис. 21. Фасциированная корзинка *Senecio cruentus* DC. Цветки удалены. Видно цветоложе центральной корзинки, с которым слиты (по периферии) боковые корзинки. (Фот. Е. В. Синельникова).

С этой точки зрения совершенно прав Н. П. Кренке (1933—1935, 1950), который усматривал в появлении аномалий, особенности коих переплетаются с некоторыми нормальными чертами строения родственных групп растений, преемственную связь в сравнительно-морфологическом аспекте.

Факты такого же рода и с аналогичным толкованием известны и из других работ (Свешникова, 1951).

Можно было бы число подобных случаев значительно умножить и охарактеризовать их не только на основании изучения структуры соцветий, но также и многих других органов и частей растений. Здесь, например, особый интерес приобретает явление вивипарии (живорождения) у ряда растений и в особенности у Злаков (Goebel, 1933; Wycherley, 1953). Гебель, являющийся большим знатоком морфологии растений, полагает, что следует различать вивипарию настоящую и ложную. Последняя, т. е. псевдовивипария, есть аномальное изменение репродуктивных органов

в вегетативные побеги, почки или луковички. Живородящие формы известны для большого числа растений, в частности у Злаков. Среди последних можно отметить виды рода *Poa*, *Festuca*, *Cynosurus*, *Dactylis*, *Phleum*, *Alopecurus* и др.



Рис. 22. *Cephalaria gigantea* (Led.) E. Bobr. Пролифицированная корзинка. (Фот. Е. В. Синельникова).

Весьма интересны данные о получении живородящих форм у *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. и *Agrostis vulgaris* With. экспериментальным путем, что удалось осуществить Г. Э. Шульцу (1939). Таким образом, появление у ряда растений аномальных особенностей в строении генеративных органов при вивипарии можно рассматривать в качестве одного из путей возникновения новых форм растений.

Все перечисленные материалы вполне определенно свидетельствуют о том, во-первых, что пределы изменчивости отдельных видов растений должны быть расширены за счет включения в их число терат или аномалий; во-вторых, что многие аномалии имеют явное формообразовательное значение (в особенности у культурных растений), и, в-третьих, что большая

часть аномальных изменений у растений представляется весьма перспективной для использования их при различных построениях филогенетического порядка.

Закончив на этом разбор аномалий, найденных нами в природе, а также отмеченных в специальной литературе для дикорастущих и культивируемых растений, обратимся прежде всего к тем видоизменениям структуры, которые имеют формообразовательное значение и оказались использованными человеком в его деятельности по созданию ряда сортовых особенностей растений. Это главным образом касается таких типов аномалий, как фасциация стебля и соцветия, а также цветка и плода; пролификация цветка, махровость, «ветвистость» и т. п.

Известно, что так называемая цветная капуста есть не что иное как закрепленная искусственным отбором форма с радиально фасциированным стеблем и соцветием. При наличии срастающихся (частично или полностью) мясистых разветвлений оси и при почти полном абортировании цветков мы имеем то, что составляет основные признаки указанного сорта капусты как овощного растения.

Фасциация стебля, также закрепленная по наследству, дала своеобразное декоративное растение — *Celosia cristata* L., известное под названием «петушиный гребень».

Явления фасциации цветка послужили основой для создания махровых форм левкоя — *Matthiola incana* R. Br. (Квасников, 1929; Артюшенко, 1952, 1956).

Фасциация стебля, цветка и плода весьма характерна для помидора — *Lycopersicon esculentum* Mill. (Bonavia, 1898; Luckwill, 1943; Zielinski, 1945; Данилова, 1951, 1952; Mertens a. Burdick, 1954). В результате использования этих явлений созданы многие сорта помидор, цветки и плоды которых хотя и весьма совершенны по форме, но имеют ясные следы слияния элементов цветка в целом и плодолистиков в частности.

Явлениям фасциации плодоложа мы обязаны лучшими сортами садовой земляники (*Fragaria vesca* L.) и клубники (*F. moschata* Duch.). Та же фасциация лежит в основе махрового цветка *Campanula medium* L. (Penzig, 1921—1922; Ал. А. Федоров, 1954), початка кукурузы (Комаров, 1931; Филов, 1948; Жуковский, 1950), подсолнечника (Кренке, 1950) и ряда других растений.

Большинство авторов вполне основательно полагает, что фасциация цветков, плодов, соцветий и осевых органов имела большое значение в формообразовательном процессе, хотя в ряде крайних случаев она должна рассматриваться как нарушение нормального роста различных частей и органов растений.

Другим тератологическим явлением, нередко используемым для создания в той или иной степени интересных с практической стороны особенностей культурных растений, является пролификация цветка или соцветия. Сюда относятся, например, некоторые случаи махровости, известные (наряду с фасциацией) для левкоя, для *Arabis alpina* L., *Punica granatum* L. и ряда других растений.

У граната «махровость» декоративных сортов имеет следующие особенности (табл. XVII): вместо пестика главного цветка имеется второй цветок, расположенный внутри первого. В свою очередь в центре второго цветка имеется третий. Таким образом, получается как бы один полномахровый цветок, в действительности являющийся многоэтажной про-

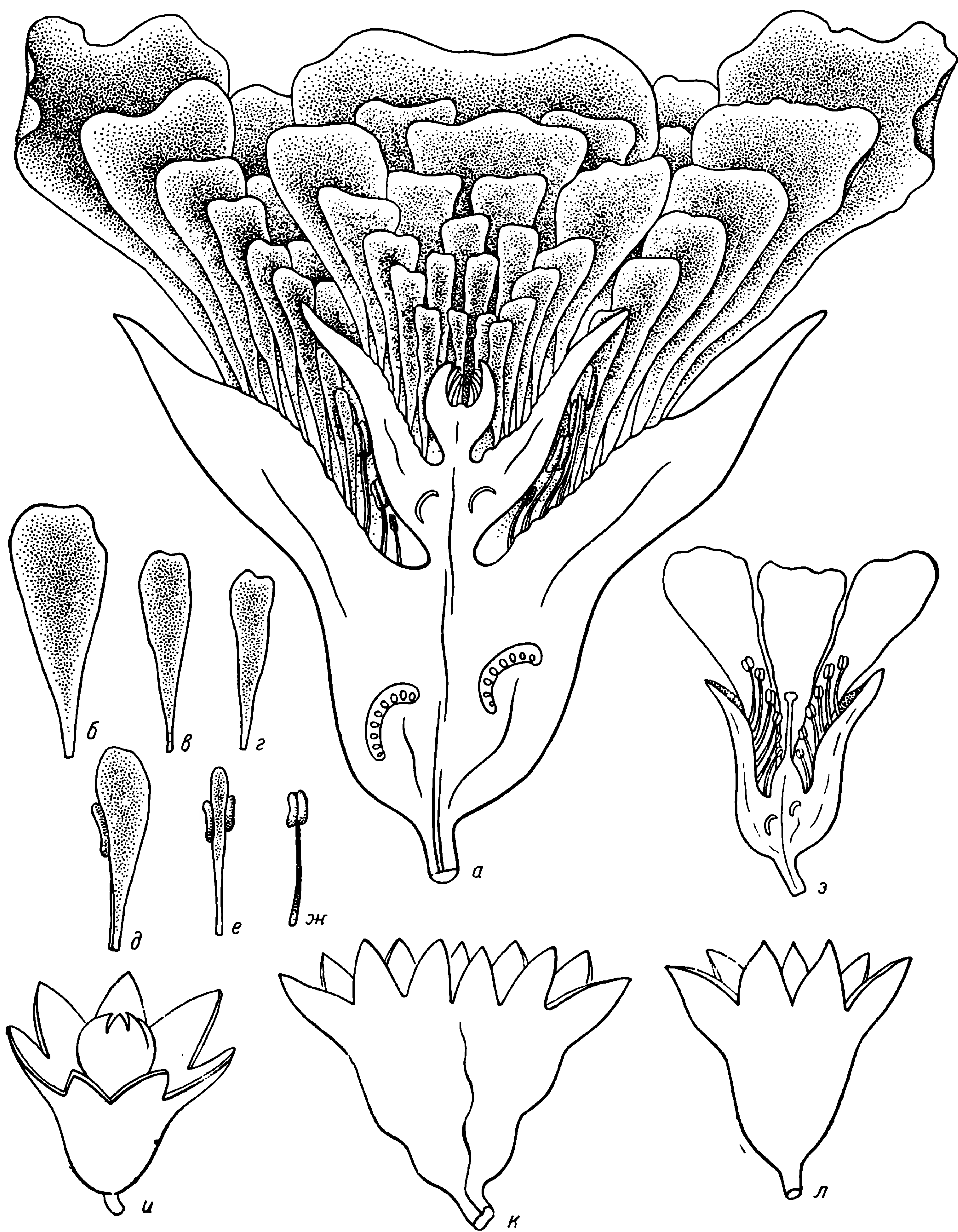


Табл. XVII. *Punica granatum* L.

а — махровый цветок, возникший в результате последовательной тройной пролификации; *б—г* — лепестки; *д*, *е* — переходы от лепестков к тычинкам; *ж* — тычинка; *з* — нормальный цветок; *и* — пролифицированный цветок (лепестки удалены, схема); *к* — фасциированный цветок; *л* — глубокая фасциация цветка. (Ориг.).

лификацией одного цветка. Совершенно аналогичное явление имеет место и у *Arabis alpina*.

Своеобразное разрастание осевых органов, тесно связанное с пролификацией, позволило И. В. Мичурину создать знаменитую «вегетативную» грушу (Коновалов, 1952).

Чрезвычайно большое значение в декоративном садоводстве имеют явления махровости цветков у самых разнообразных растений. Часть этих явлений связана с фасциацией и пролификацией (см. выше), а часть с петализацией тычинок, хоризой лепестков и различными венчиковидными изменениями чашечки.

На основе этих явлений созданы многочисленные сорта роз, боярышника, вишни, яблони, примул, гвоздики, флоксов, петуний и множества других растений (Дарвин, изд. 1910; Жегалов, 1930).

Большое значение для выведения различных сортов растений представляют явления альбинизма, пестролистность листьев (в том числе и вирусная), аномальное разрастание прицветников, превращение трубчатых цветков у Сложноцветных в язычковые (и обратно), «ветвистость» колоса Злаков (и других подобных соцветий у многих растений), «вивипария», «лациниатность» форм листьев и ряд других тератологических изменений, иногда и патологического характера.

Из перечисленных примеров видно, что в создании культурных растений и их сортов преимущественное значение имеют те признаки, которые могут быть признаны за аномалии или тераты. Эти уклонения в структуре растений, будучи наследственно закрепленными человеком с помощью искусственного отбора, впоследствии поддерживаются в культуре или даже усиливаются. Отсюда важным направлением в процессе создания некоторых культурных растений следует признать тератогенез, что едва ли можно подвергнуть сомнению.

Вместе с тератогенезом как одной из заметных линий создания культурных форм растений безусловно имеет место использование и «нормальных» особенностей изменчивости, представляющих практический интерес. Однако, как показывают факты, использование этих особенностей происходит в меньшей степени. В самом деле, ведь для создания какого-либо сорта, например розы, важнее иметь наиболее махровые ее формы (полностью лишенные способности к семенному размножению), чем сохранить «нормальные» особенности растения.

Гораздо более трудным для решения представляется вопрос о значении аномалий в процессе видообразования. Этот процесс, идущий в основном по линии нормального морфогенеза, протекающий крайне медленно и связанный не с исторической, а с геологической хронологией, наблюдать de visu невозможно. Прямых свидетельств о ходе процесса видообразования мы не имеем, так как обычно видим лишь последствия указанного явления в виде статической картины. Ниже мы попытаемся привести некоторые соображения по этому поводу, опираясь на имеющиеся литературные данные и некоторый, весьма ограниченный, фактический материал.

Тем не менее элементы тератогенеза имеют место и в процессе обычного видообразования, хотя, вероятно, закрепление растениями аномалий в качестве признаков структуры представляет собой как бы боковой путь их эволюции.

Прежде всего следует отметить, что среди ряда растений имеются аномальные (уклоняющиеся в своем строении) формы, которые нередко многими ботаниками признаются или за разновидности того или иного вида, или же возводятся в ранг вида.

Так, например, большой интерес представляют два вида рода *Anemone*, а именно: *A. reflexa* Steph. и *A. nemorosa* L. Внешнее морфологическое сходство обоих видов, если исключить некоторые особенности в строении цветка, не оставляют сомнения в известной их близости. Тем не менее алтайско-саянский вид *A. reflexa* имеет явную тенденцию к полной утрате околоцветника, но в своих аномалиях (см. выше) воспроизводит формы, с более или менее типичным для других видов рода околоцветником. В то же время у европейского вида *A. nemorosa*, обладающего вполне развитым околоцветником, иногда попадаются особи, почти лишенные последнего. Указанные аномальные растения обоих видов становятся весьма схожими друг с другом, хотя и нетождественными.

Изложенное позволяет предполагать, что из комплекса исходных форм, давших начало обоим видам, на востоке СССР (в Сибири) обособился вид, утерявший околоцветник, а в европейской части СССР сформировалась *A. nemorosa*, сохранившая околоцветник в строении своего цветка. Наличие «лепестконосных» аномалий у первого вида и появление «безлепестных» терат у второго позволяют связать особенности обоих видов в один, более или менее реальный, морфологический ряд.

Еще более значительным является пример наследственно закрепленного признака радиальной фасциации стебля у ряда видов *Soroseris*, обитающих в крайних (высокогорных) условиях Гималаев. Так, фасцированный (трубчатый) стебель характерен для таких видов этого своеобразного рода, как *Soroseris Gillii hirsuta* (Anthony) Stebbins, *S. Gillii typica* Stebbins, *S. Hookeriana erysimoides* (Hand.-Mazz.) Stebbins и др. Видимо, в указанных крайних условиях, создавшихся на высоких горах Центральной Азии, при участии естественного отбора радиальная фасциация стебля оказалась биологически полезной для видов данного рода и, закрепившись как обязательная особенность структуры стебля, стала нормальным признаком ряда его видов (рис. 23 и 24). Интересно отметить, что аналогичные структурные особенности иногда возникают как аномалии и у других Сложноцветных. Так, у *Matricaria inodora* L. мы имели случай наблюдать растение, принципиальная схема строения которого не имеет существенных отличий от архитектоники перечисленных выше видов *Soroseris*.

О роли крайних условий в формировании новых видов растений путем приобретения ими признаков аномального облика в свое время писал М. Г. Попов (1923). Он полагал, что на пестроцветных толщах Средней Азии возникновение видов идет быстрее, чем в других условиях, и что такими видами, носящими облик «молодости», являются *Glaucium insigne* M. Pop., *Tetraconidion bucharicum* Korsh., *Schrenkia insignis* Lipsky, *Astragalus bucharicus* Rgl. и мн. др. Все они обладают особенностями строения, резко уклоняющимися от строения близких видов, причем эти уклонения имеют характер аномалий.

Примеры новообразований, имеющих известую тенденцию к обособлению в качестве структурных деталей растений, известны в роде *Tulipa*. Эти изменения, нередко тератологического характера, по мнению В. И. Талиева (1929—1930), имеют значение видовых отличий. С точки зрения процесса видообразования и филогении эти аномалии у тюльпанов представляют несомненный теоретический интерес (Федоров, 1955).

Довольно значительный материал, свидетельствующий о некоторых направлениях процесса видообразования, приводится в работах И. Т. Васильченко (1947, 1948). Он показал, что нередко аномальная монофилия у тех растений, которым свойственна перистосложная пластинка

листа, является основой для вычленения видов, причем последний процесс носит характер неотенических преобразований. В числе таких растений И. Т. Васильченко называет *Astragalus bucharicus* Rgl. как неотеническую форму от *A. chrysomallus* Bge., *Robinia pseudoacacia* var. *monophylla*



Рис. 23. *Soroseris Gillii hirsuta* (Anthony) Stebbins. Радиальная фасциация стебля. (Фот. Е. В. Синельникова с герб. экз.).

Kirsch. — от типичной формы вида, *Fraxinus excelsior* var. *monophylla* Duch. — от обычного ясеня и др.

Большой интерес представляет процесс возникновения дискоидных и радиатных форм в сем. *Compositae*, о чем была речь выше. Не говоря уже о том что и те, и другие формы свойственны указанному семейству и как совершенно нормальные, и как аномалии, необходимо отметить, что они нередко рассматриваются не только в качестве разновидностей, но даже отдельных видов.

В процессе видообразования несомненно должны быть учтены данные о вивипарии у растений. Это явление, довольно характерное для Злаков

как аномалия в строении цветков (Wycherley, 1953), для отдельных видов (например, *Poa bulbosa* L.) является вполне нормальной особенностью данного вида. Здесь следует указать, что у одного из видов мятлика — *P. alpina* L. — весьма нередки живородящие формы, которые вполне напоминают таковые у *P. bulbosa*. Та же картина наблюдается у некоторых *Allium*, у которых вивипария то бывает представлена в качестве аномалий в структуре соцветий (*A. cepa* L.), то является вполне нормальным признаком растения. Так, у лука прорастающего (*A. proliferum* L.), весьма близкого к луку обыкновенному, образование луковичек в соцветии и даже их прорастание (на самом растении) — характерный признак последнего вида (Проханов, 1930).



Рис. 24. *Soroseris Hookeriana erysimoides* (Hand.-Mazz.) Stebbins. Радиальная фасциация стебля. (Фот. Е. В. Синельникова с герб. экз.).

В свое время нами (Федоров, 1950) были отмечены факты появления аномальной зигоморфии венчика у актиноморфной *Lonicera Albertii* Rgl. Не исключена возможность, что в ряде случаев «уродливые» изменения в структуре венчика указанного вида, имеющего тесные связи с древними типами восточноазиатских видов рода, послужили основой для закрепления явлений «двугубости» у видов *Lonicera*, обитающих в аридных (и, следовательно, более молодых в геологическом смысле) условиях.

Однако все эти примеры не дают права с полной достоверностью решить вопрос о значении аномалий в процессе видообразования, так как нередко оказывается неясной родственная близость тех или иных растений, хотя при детальном изучении ареалов соседних видовых пар, имеющих как нормальные, так и уклоняющиеся от нормы признаки строения тех или иных органов, вероятно, можно будет подобрать в дальнейшем гораздо более убедительный материал. Во всяком случае перспективность таких исследований, учитывая хотя бы случаи возникновения вивипарии, кажется несомненной.

Подытоживая все сказанное ранее, мы позволим себе иллюстрировать наши представления о процессе формо- и видообразования следующей схемой (табл. XVIII).

В схеме учтены следующие моменты: а) время (геологическое и историческое); б) условия среды («нормальные», т. е. относительно стабильные за определенный промежуток времени, и «аномальные», когда воздействующие факторы находятся в избытке); в) изменчивость («нормальная», наблюдаемая у растений в обычных условиях, и «аномальная», вызываемая резко измененными условиями); г) наследственность (или отсутствие наследования признаков), д) отбор (естественный и искусственный).

Нам представляется, что обычно виды и разновидности образуются при следующих обстоятельствах: во-первых, в течение геологических промежутков времени и при «нормальных», свойственных этому времени условиях среды; во-вторых, указанные условия, взаимодействуя с генетической природой организмов, вызывают процесс изменчивости; в-третьих, возникающие признаки в структуре растений, если они передаются по наследству и закрепляются естественным отбором, приводят к возникновению новых видов или разновидностей. Это, так сказать, генеральная линия видообразования, или «нормальный» морфогенез, в свое время ясно и четко показанный Дарвином.

Что касается сортов и форм культурных растений, то процесс их становления имеет заметные отличия. Во-первых, образование сортов и форм (а также и культурных видов в целом) проходит в историческое время и в «аномальных» (т. е. искусственно измененных) условиях среды. Во-вторых, «аномальные» условия провоцируют возникновение различных аномалий (гипертрофия тканей, умножение числа покровов цветка, срастание осевых органов и т. п.), которые, будучи наследственно закреплены искусственным отбором, приводят к образованию культурных растений. Таким образом, одной из важных линий возникновения сортов является тератогенез.

Вместе с «нормальным» морфогенезом в создании видов и разновидностей принимает участие также и тератогенез. Однако последний путь (по отношению к дикорастущим видам) является боковым, хотя он неизменно существует в природе. Он имеет место в тех случаях, когда некоторые «аномальные» особенности растений (например, фасциация стебля), возникшие в крайних условиях среды, наследственно закрепляются, оказываются полезными в процессе естественного отбора и впоследствии становятся характерными признаками структуры того или иного вида растений (и даже рода — *Soroseris*!).

В формировании же сортов и форм культурных растений, кроме тератогенеза, принимает участие и «нормальный» морфогенез. Это происходит при создании человеком тех сортовых особенностей растений, которые, не будучи аномалиями, все же представляют интерес для практического использования.

Совершенно естественно, что как «нормальные», так и «аномальные» структурные особенности растений нередко оказываются ненаследственными. Тогда возникают «тупиковые» линии развития, бесследно затухающие.

Из сказанного можно заключить, что между процессом образования видов и разновидностей диких растений, с одной стороны, и сортов (а также форм) культурных, с другой, существует известная разница, выражающаяся, как отмечено выше, в том, что первые образуются в результате «нормального», а вторые — «аномального» морфогенеза (или тератогенеза).

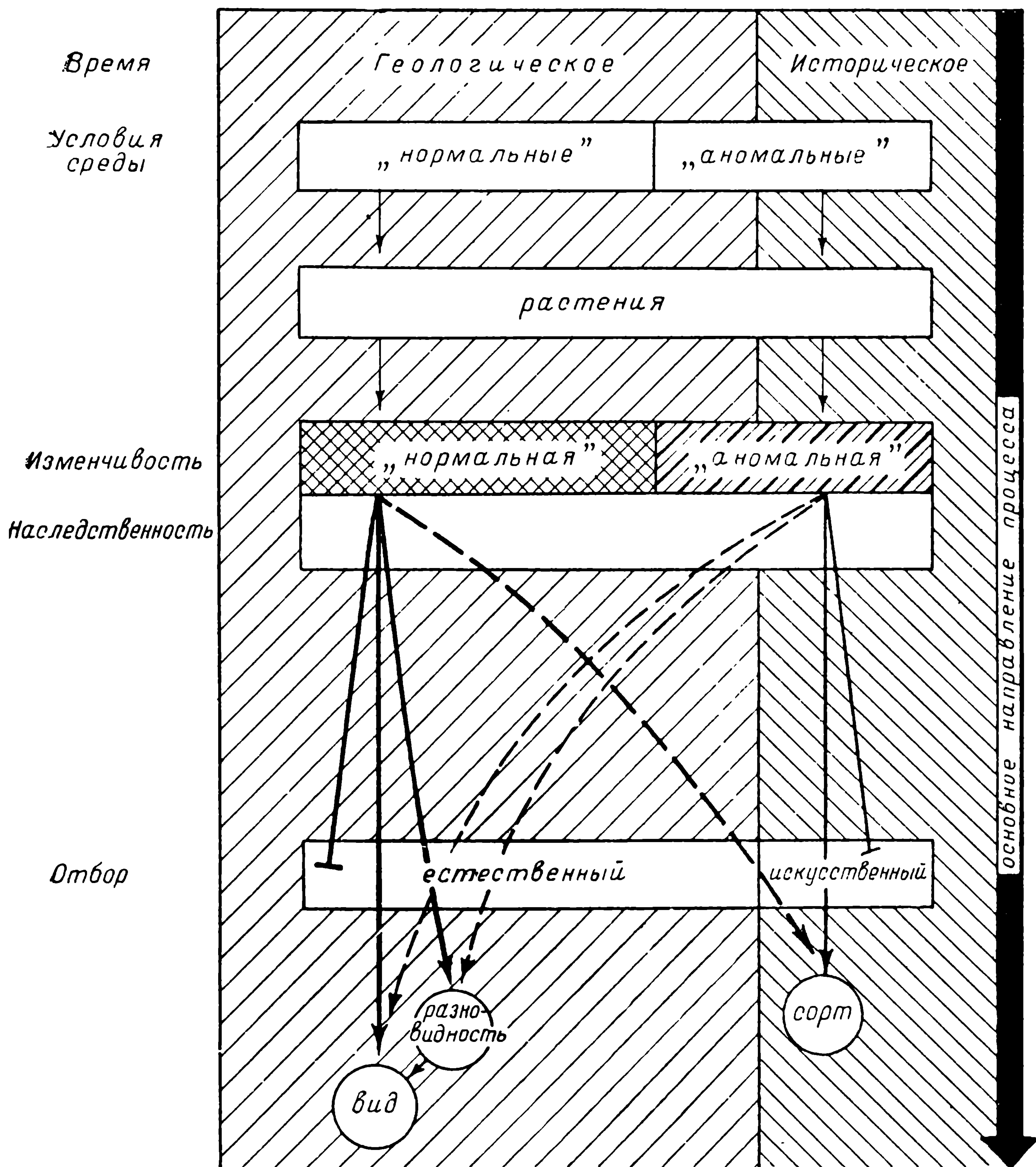


Табл. XVIII. Схема процесса формо- и видообразования у растений. (Ориг.).

Следовательно, вопрос о роли аномалий в формо- и видообразовании может быть решен с положительных позиций.

В связи с этим важнейшей задачей будущего является разработка экспериментальной тератологии, которая позволит не только воспроизвести у различных растений некоторые «аномальные» структурные особенности в условиях опыта, но и определить пути их возникновения.

Основные выводы

1. Вопреки распространенному мнению, аномалии в строении различных частей и органов растений встречаются довольно часто и потому должны учитываться при изучении процессов изменчивости.

2. Значительная часть аномалий, достаточно характерная для процесса изменчивости растений, должна быть отнесена к закономерным изменениям структуры растений. Меньшая их часть представляет собой расстройства механики роста и является «уродствами» в полном смысле этого слова.

3. Явления махровости, пролификации, фасциации цветка и соцветий-антодиев, равно как и «ветвистость» колоса, сережки и початка, а также некоторые другие аномальные структуры составляют ряды, смыкающиеся с нормальными особенностями архитектоники растений.

4. Структурные типы аномалий зависят от наследственной природы растительных организмов, а степень проявления их определяется внешними условиями среды.

5. Структурные уклонения, являющиеся аномалиями у одних видов растений, нередко оказываются совершенно нормальными чертами строения других родственных видов или имеют место у представителей соседних родов и даже семейств (махровость цветка, «ветвистость», пролификация соцветий-антодиев и др.).

6. Закономерное возникновение и проявление (в виде аномалий) у одних растений тех особенностей, которые являются признаками нормальной структуры других родственных видов (родов или семейств), не только могут служить материалом для познания процесса формирования морфоструктур, но также представляют интерес для филогенетических построений.

7. Значительная часть аномальных образований, представляющих интерес для практического использования (махровость цветка, «ветвистость» соцветий и другие видоизменения), может быть использована и успешно используется человеком для создания сортов культурных растений, хотя в общебиологическом смысле эти изменения нередко оказываются бесполезными для сохранения вида (лишение плодовитости в результате крайнего проявления махровости, абортирование цветков вследствие пролификации, образование «щуплых» семян в результате явлений «ветвистости» и т. п.)

8. Аномальные видоизменения у одних растений (апеталия, различные другие видоизменения в структуре цветка, соцветия и других органов, вивипария и т. п.) могли послужить (в процессе эволюции) основой для возникновения разновидностей и видов, обладающих этими признаками, закрепленными по наследству.

9. Роль тератогенных видоизменений в процессе видообразования в природе удается проследить крайне редко, так как этот процесс протекает у растений, как правило, в течение длительных геологических периодов.

10. О путях процесса видообразования (в том числе и на основе изучения аномалий) можно составить известное представление сравнением нормальных и уклоняющихся морфоструктур.

11. Основной линией эволюции дикорастущих видов и разновидностей является «нормальный» морфогенез, тогда как в эволюции культурных сортов и форм заметную роль играет тератогенез.

Литература

Антроповы В. И. и В. Ф. 1936. Secale cereale L. — рожь. Культурная флора СССР, 2. Сельхозгиз, М.—Л.

Артюшенко З. Т. 1952. Махровость у левкоя. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. VI, 2.

Артюшенко З. Т. 1956. Левкои. Изд. Мин. коммун. хоз. РСФСР, М.

Батыгин Н. Ф. Структура и продуктивность колоса ветвистой пшеницы в условиях Ленинградской области. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 145, сер. биолог. наук, 31.

Батыгин Н. Ф. 1953. К вопросу о получении ветвистоколосых форм (зерновых). Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 165, сер. биол. наук, 3.

Батыгин Н. Ф. 1954. Условия развития признака «ветвистость колоса» Автореферат дисс. Л.

Бекетов А. 1877. Об уродливости цветков цикория. Тр. СПб. общ. естествоиспытат., 8.

Быстров А. А. 1924. Об уродливости одуванчика [Taraxacum vulgare (Lam.) Schischk.]. Тр. Ленингр. общ. естествоиспытат., 47—58, 3.

Вавилов Н. И. 1935. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд. Сельхозгиз, М.—Л.

Ван-Тигем Ф. 1895. Общая ботаника (морфология, анатомия и физиология). М.

Вареник И. П. 1955. Необычное мужское соцветие кукурузы. Природа, 7.

Васильченко И. Т. 1947. О формах неотении у цветковых растений. Природа, 1.

Васильченко И. Т. 1948. Неотения у цветковых растений. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. I, 7.

Гроссгейм А. А. 1922. Об изменчивости Ranunculus sceleratus L. в Талыше. Вестн. Тифл. ботан. сада, сер. II, 1.

Гроссгейм А. А. 1939. Типы реликтов. Изв. Азерб. фил. АН СССР, 6.

Гроссгейм А. А. 1940. Реликты Восточного Закавказья. Изд. Азерб. фил. АН СССР, Баку.

Дагаева В. К. 1929. Об аномалии цветка у Caltha palustris L. Изв. Гл. ботан. сада, 28, 3—4.

Данилова М. Ф. 1951. О природе многокамерности плодов томатов. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. VII. 2.

Данилова М. Ф. 1952. О природе многокамерности плодов у томатов (Lycopersicon esculentum Mill.). Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. VII, 3.

Дарвин Ч. 1910. Махровые цветки. Собр. соч., 7—8, М.

Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. Соч., 3. Госбиомедгиз, М.—Л.

Дарвин Ч. 1951а. Изменения домашних животных и культурных растений. Соч., 4, Изд. АН СССР, М.—Л.

Дарвин Ч. 1951б. Пангенезис. Соч. 4, Изд. АН СССР, М.—Л.

Деревья и кустарники СССР, 3, Изд. АН СССР, М.—Л.

Дмитриев А. М. 1905. Уродливость цветков Tragopogon pratensis. Изв. СПб. ботан. сада, 5, 2.

Жегалов О. И. 1930. Введение в селекцию сельскохозяйственных растений. Растения с махровыми цветами. Изд. 3-е. Сельхозгиз, М.—Л.

Жуковский П. М. 1950. Культурные растения и их сородичи. Изд. «Советская наука», М.

Иванова А. 1948. К эволюции нектарников у актиноморфных лютиковых. Докл. Акад. наук АрмССР, 9, 5.

Иванова А. 1953. О нектарниках лютиковых. Изв. Акад. наук АрмССР, 6. 4.

Квасников Б. Б. 1929. К изучению явления махровости у Matthiola. Изд. Тимиряз. с.-х. акад., М.

Кириллова К. И. 1954. Влияние условий выращивания на длину вегетационного периода и ход морфогенеза ветвистой пшеницы кахетинской (Triticum turgidum var. Plinianum Körn.). Автореферат дисс. Л.
Клебс Г. 1905. Произвольное изменение растительных форм. М.
Кожин А. Е. 1941. Вопросы выражения пола и многообразие сексуальных типов у высших растений. Журн. общ. биологии, 2, 3.
Козо-Полянский Б. М. 1936а. О природе цветка Angiospermae. Тр. Воронежск. гос. унив., 9, 1.
Козо-Полянский Б. М. 1936б. Уродства у растений. Больш. сов. энциклопедия, 56, М.
Козо-Полянский Б. М. 1937а. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронежск. обл. изд., Воронеж.
Козо-Полянский Б. М. 1937б. Тератология цветка и новые вопросы его теории. Сов. ботаника, 6.
Комаров В. Л. 1931. Происхождение культурных растений. Сельхозгиз, М.—Л.
Комаров В. Л. 1944. Учение о виде у растений. Изд. 2-е. Изд. АН СССР, М.—Л.
Коновалов И. Н. 1948. Материалы к выяснению морфологической сущности явлений пролификации. Ботан. журн., 33, 5.
Коновалов И. Н. 1949. О причинах возникновения явлений пролификации цветков с точки зрения стадийного развития растений. Докл. Акад. наук СССР, 66, 4.
Коновалов И. Н. 1952. Об отклонениях в строении некоторых растений. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. VI, 2.
Коровин Е. П. и М. Туйчиев. 1948. О весеннем возобновлении и вторичном цветении грецкого ореха. Ботан. журн., 33, 3.
Котт С. А. 1941. Позеленение цветов, пролификация и фасциация у одуванчика обыкновенного (Taraxacum officinale Wigg.). Сов. ботаника, 4.
Кренке Н. П. 1928. Закономерности в асцидиях и их значение. Дневн. Всес. съезда ботаников, М.
Кренке Н. П. 1933—1935. Соматические показатели и факторы формообразования. Феногенетическая изменчивость. Изд. АН СССР, М.
Кренке Н. П. 1950. Регенерация растений. Изд. АН СССР, М.
Кулиева Х. Г. 1956. Кавказская хурма (Diospyros lotus L.) и ее хозяйственное значение. Автореферат дисс. Л.
Куперман Ф. М. 1941. О ветвистых формах озимых пшениц, ржи и ячменя. Яровизация, 2.
Куперман Ф. М. 1950. Развитие многоцветковости колосьев ячменей. Докл. Всес. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 10.
Лапшин М. М. 1953. К систематике лисохвоста лугового (Alopecurus pratensis L.). Ботан журн., 38, 2.
Латченко В. Н. и И. Л. Нищей. 1951. Ветвистый озимый ячмень. Селекц. и семеноводство, 2.
Лебедева Т. И. 1949. Значение фасциации стебля в селекции овощных и цветочных растений (Диссертация. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева).
Левитский Г. А. 1924—1925а. О естественных и произвольных изменениях строения цветков у Veratrum nigrum L. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 14,2.
Левитский Г. А. 1924—1925б. О явлениях недоразвитости в органах размножения у спаржи — Asparagus officinalis L. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 14, 2.
Лейсле Ф. Ф. 1953. Влияние светового и температурного факторов на расселение и изменчивость растений в свете стадийного развития. Сообщение III. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. IV, 9.
Маевский П. Ф. 1886. Строение махровых цветов. Изв. имп. Общ. любит. естествозн., антропол. и этнографии, 46, 2.
Мичурин И. В. 1940. Собр. соч., 1—3. Госиздат, М.
Молотковский Г. Х. 1950. Ветвистая озимая рожь на Буковине. Селекц. и семеноводство, 9.
Насонов Е. В. 1950. Ветвистые ячмени. Селекц. и семеноводство, 9.
Немысловский Б. 1911. Изучение строения цветка Delphinium consolida L. на основе анализа тератологического материала. Тр. Ботан. сада Юрьевск. унив., 12.
Нестеров Я. С. 1950. Образование плодов яблони из вегетативных частей. Сад и огород, 12.
Никитенко Г. Ф. 1951. Случай массового ветвления колоса ржи. Агробиология, 3.

Панафутина Н. П. 1951. Влияние микроэлементов на образование ветвистых колосьев у пшеницы. Селекц. и семеноводство, 2.
Петров Д. Ф. 1951. Значение «аномальных» явлений для получения плодовитых отдаленных гибридов (Диссертация. Публ. библ. им. В. И. Ленина).
(Петунников А.) A. Petunnikow. 1862. Ueber eine Missbildung von Cirsium arvense Lam. Bull. Soc. Nat. Moscou, 3, 4.
Полухина И. 1947. Махровость у Antirrhinum majus, Papaver и Delphinium. Изд. Тимиряз. с.-х. акад., М.
Попов М. Г. 1923. Флора пестроцветных толщ (красно-песчаниковых низкогорий) Бухары. Тр. Туркест. научн. общ., 1.
Попов М. Г. 1953. Сем. Boraginaceae G. Don. Флора СССР, 19, Изд. АН СССР, М.—Л.
Проханов Я. И. 1930. Культурные луки Китая и Японии. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 24, 2.
Рагимов М. 1947. Случай аномалии у Pyrethrum carneum M. B. Докл. Акад. наук АзССР, 3, 8.
Райков Б. Е. 1947. Очерки по истории эволюционной идеи в России до Дарвина, 1. Изд. АН СССР, М.—Л.
Ржанова Е. И. 1951. Формирование генеративных органов у тимофеевки луговой в зависимости от продолжительности освещения и качества света. Докл. Акад. наук СССР, 30, 6.
Розанова М. А. 1930. Современные методы систематики растений. Изд. Всес. инст. растениев., Л.
Ростовцева З. П. 1950. Возникновение многоплодия у однолетних культурных злаков. Селекц. и семеноводство, 10.
Рубцов Г. А. Груша. 1937. Сельхозгиз, М.—Л.
Рыжков В. Л. 1939. Наблюдения над массовым позеленением цветков. Сб. «Президиум АН СССР акад В. Л. Комарову», М.
Рыжков В. Л. 1941. Позеленение цветков с точки зрения механики развития. Ботан. журн., 26, 2—3.
Рыжков В. Л. 1954. Происхождение центральной плаценты в свете тератологических данных. Ботан. журн., 39, 5.
Рыжков Г. А. 1941. Онтогенез, возрастные модификации и аномалии в развитии груши. Докл. Акад. наук СССР, 30, 1.
Сааков С. Г. 1954. Род Rosa L. — Шиповник. Деревья и кустарники СССР, 3, Изд. АН СССР, М.—Л.
Свешникова И. Н. 1951. К морфологии соцветий рода Primula L. Ботан. журн., 36, 2.
Сенянинова-Корчагина М. В. 1951. О некоторых закономерностях тератологических явлений у Cineraria hybrida Willd. Бюлл. Моск. общ. испытат. природы. Отд. биол., 6 (6).
Сенянинова-Корчагина М. В. 1953. «Ветвистый» горец живородящий (Polygonum viviparum L.) Ботан. журн., 38, 2.
Скоров Р. П. 1950. Вегетативная яблоня. Сад и огород, 3.
Стебут И. А. 1891. Аномалии в развитии ржаного растения и их сельскохозяйственное значение. Вестн. русск. сельск. хозяйства, 11.
Сторожева М. М. 1954. Тератологические явления у анемона [Pulsatilla patens (L.) Mill.] в условиях никелевых рудных полей. Тр. Биогеохим лаборат. АН СССР., 10.
Сурков В. А. 1955. Развитие и ветвление колоса ржи «Вятки». Автореферат дисс. Л.
Талиев В. И. 1929—1930. Процесс видообразования в роде Tulipa секц. Eriostemones. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 24, 2.
Тахтаджян А. Л. 1941. Принципы коррелятивной реверсии и учение об уродливости растений. Изв. Арм. фил. АН СССР, 2, 7.
Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ерев. гос. унив., 22.
Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд. Моск. общ. испытат. природы, М.
Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд. Ленингр. гос. унив., Л.
Тихонов С. Л. 1928. Аномалии в строении цветка некоторых видов рода Ranunculus. Дневн. Всес. съезда ботаников, М.
Туманян М. Г. 1947. Новое звено в эволюции кукурузы. Докл. Акад. наук АрмССР, 6, 2.

Т у т а ю к В. Х. 1952. Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных растений. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. VII, 3.
Ф а в о р с к и й М. В. 1926. Новая форма Anthemis arvensis L. Зап. Киевск. общ. естествоиспытат., 27, 1.
Ф е д о р о в Ал. А. 1947а. Аномалии в строении соцветий у Alnus kamtschatica (Call.) Kom. и возможное их толкование. Сов. ботаника, 15, 2.
Ф е д о р о в Ал. А. 1947б. Случай аномалии в строении цветка тюльпана. Сов. ботаника, 15, 5.
Ф е д о р о в Ал. А. 1948. Материалы к эволюции сем. Мимозовых (Mimosaceae). Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. I, 7.
Ф е д о р о в Ал. А. 1949. Случай аномалии у Salix caprea L. и вероятное его истолкование. Ботан. журн., 34, 3.
Ф е д о р о в Ал. А. 1950. Аномалии у некоторых Сложноцветных и их значение для понимания путей формирования соцветий сем. Compositae. Ботан. журн., 35, 2.
Ф е д о р о в Ал. А. 1951. К познанию явлений «ветвистости» початков у кукурузы. Ботан. журн., 36, 4.
Ф е д о р о в Ал. А. 1954. О связи и взаимозависимости некоторых аномальных структур у растений (на примере Campanula medium L.). Ботан. журн., 39, 4.
Ф е д о р о в Ал. А. 1955. «Ветвистость» колоса, сережки и початка и значение этого явления для филогении. (Рукопись. Ботан. инст. АН СССР).
Ф е д о р о в Ал. А. 1956. О некоторых аномалиях у тюльпанов и о значении этих аномалий для познания морфологической структуры рода Tulipa. Ботан. журн., 41, 6.
Ф е д о р о в Ал. А., А. А. Н и к и т и н, Н. Н. П а н к о в а. 1950. Происхождение околоцветника у азиатской купальницы. Природа, 12.
Ф е д о р о в А. К. 1954. О ветвлении колоса у озимой ржи. Тр. Инст. генетики, 21.
Ф е д о р о в В. С. и Н. Ф. Б а т ы г и н. 1953. К вопросу о получении ветвистоколосных форм (зерновых). Уч. зап. Ленингр. гос. унив., 165, сер. биолог. наук, 33.
Ф е й ц а р е н к о А. И. 1951. Получение ветвистых форм мягкой яровой пшеницы. Агробиология, 6.
Ф и л о в А. И. 1948. Огурцы мира с точки зрения их использования в СССР. Бюлл. по плодов., виноград. и овощеводству, 10.
Ф л о р а СССР, 1937, 7, Изд. АН СССР, М.—Л.
Ц и ц и н Н. В. 1951. Ветвистая озимая рожь. Бюлл. Гл. ботан. сада, 10.
Ц и ц и н Н. В. и К. А. П е т р о в а. 1952. Элимус и его биологические особенности. Бюлл. Гл. ботан. сада, 11.
Ч е р н е н к о Е. С. 1953. Безлепестная яблоня. Природа, 12.
Ч и с т я к о в И. Д. 1871. Органогенезис в семействе Papaveraceae Hook. М.
Ш т е к е р А. 1943. Случай обратного метаморфоза цветоносного побега садовой розы. Ботан. журн., 28, 3.
Ш у л ь ц Г. Э. 1939. Случай экспериментальной вивипарии у злака. Ботан. журн., 24, 3.
Щ е п о т ь е в Ф. Л. 1954. Обоеполый цветок у грецкого ореха. Природа, 3.
Щ е п о т ь е в Ф. Л. 1955. О вторичном росте и вторичном цветении грецкого ореха. Ботан. журн., 40, 4.
Я к о в л е в М. С. и Д. П. С н е г и р е в. 1954. Влияние ростовых веществ на образование многозародышевых зерновок у пшеницы. Ботан. журн., 39, 2.
Я к у б ц и н е р М. М. 1950. Ветвистая пшеница. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 28, 3.

A b e l O. 1910. Was ist eine Monstrosität? Verhandl. Zool.-bot. Ges., Wien, 60, 6.
A r b e r A. 1931. On some normal and abnormal Grucifers with a discussion in teratology. New Phytologist, 30.
B a r g g l i P. 1911. Le Cinerarie a fiori anomali. Bull. Soc. Bot. Ital., 10.
B a r g g l i P. 1915 et 1916—1917. Le Cinerarie a fiori periferici tubulosi. Bull. Soc. Bot. Tosc. Ortic., 15 et 16.
B a u s o r S. C. 1937. Fasciation and its relation to problems of growth. Bull. Torrey Bot. Club, 64.
B e c k e r - D i l l i n g e n J. 1954. Wie eine Kulturpflanze entsteht. Orion, 9, 1—12.
B o g d a ń s k y C. 1950. Tératogénie et tératologie expérimentales chez les végétaux. L'Année biologique, 3 sér., 26, 11.
B o n a v i a E. 1898. Tomatoes with supernumerari Carpela. Gard. Chron., ser. 3, 23.
B o n n e t O. T. 1954. The inflorescences of maize. Science, 120, 3107.

Carano E. 1911. Sulla struttura di stami anomali nel Papaver Rhoeas. Ann. Botan., 9.
Chadefaud M. 1953. Anomalies et constitution florales chez les Cruciferes. Bull. Soc. bot. France, 100, Jan. mar.
Challenger S. 1955. Fasciation. A curious growth phenomenen that results in ribbon-like stems and multiple flowers. Plants a. Gardens, 10, 4.
Chevalier A., A. Haudricourt, A. Peltier et F. Chesnais. 1943. Anomalies florales causés par un Puceron chez Chrysanthemum Parthenium (L.) Bernh. Bull. Mus. nat. hist. natur., 2 sér., 15, 6.
Chouard P. 1952. Morphogénèse, tératogénèse et évolution. L'Année biologique, 3 sér., 28, 7—8.
Chouard P. 1953. Introduction à la connaissance des mècanismes de la tératogénèse chez les plantes. Rev. pathol. gén. et compar., 53, 651.
Croizat L. 1948. The inflorescence of «Zea mays». Revista Argent. Agron., 15, 3.
Crovatto P. M. 1944. Monstruosidades on compuestas. Lilloa, 10, 2.
Darron G. M., H. A. Bortwick. 1954. Fasciation in the strawberry inheritance and the relationship of photoperiodism. Heredity, 45, 6.
Decaisne J. 1885. Anatomie, organographie et physiologie végétales. Le bon jardinier almanache pour l'année 1885. Paris.
De Candolle Aug. P. 1827. Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes, pour servir de suite et de développement à la théorie élémentaire. . . 1—2. Paris.
De Candolle A. P. 1841. Monstruosités végétales, 1. Neuchatel.
De Vries H. 1899. Sur la culture des Monstruosités. CR. Acad. sci. Paris, 128.
Eichler A. W. 1875. Blutendiagramme, 1. Leipzig.
Emery C. 1902. Was ist Atavismus? Verhandl. 5. Intern. Zoologenkongress in Berlin, 1901.
Engler A. und E. Gilg. 1919. Syllabus der Pflanzenfamilien. 8. Aufl. Berlin.
Foster A. S. and F. A. Barkley. 1933. Organisation and development of foliar organs in Paeonia officinalis. Amer. Journ. Botany, 20, 5.
Fries E. 1842. Novitiae florae suecicae. Lundae et Upsaliae.
Glück H. 1919. Blatt- und Blütenmorphologie Studien. Jena.
Godron D. A. 1871. Mélanger de tératologie végétale. Mém. Soc. nat. sci. Cherbourg, 16.
Godron D. A. 1875. Observations sur les pétales du Ranunculus auricomus L. 2-me éd. Nancy.
Goebel K. 1896. Teratology in modern botany. Sci. Progr., 1.
Goebel K. 1933. Organographie der Pflanzen, 3, 2. Jena.
Goldschmidt R. 1938. Lymantria-like case of intersexuality in plants (Oehlkers work) and its meaning for the theory of sex determination in plant. Journ. Genetik, 36, 3.
Grümmer G. 1955. Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen. Allelopathie. Jena.
Hallier H. 1905. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. New Phytologist, 7.
Harrison J. H. 1952. A reconsideration of plant teratology. Phyton, 4, 1—3.
John H. St. 1941. Teratologie Typha. Rhodora, 63, 3.
Joyet-Lavergne. 1931. La physico-chimie de la sexualité. Protoplasma-Monographien. Berlin.
Knox A. A. 1908. The induction development and heritability of fasciations. Carnegie Inst. Publ., 98.
Krausel R. 1954. Missbildungen am Ganseblümchen (Bellis perennis). Natur u. Volk, 84, 4.
Krishnamurthi S. and D. Subramanian. 1953. A report on certain types of fasciation observed in tomates. Ind. Journ. Hortic., 10, 3.
Leinfellner W. 1954a. Beiträge zur Kronblattmorphologie. II. Die Formenmannigfaltigkeit der peltaten und diplophyllen Kronblätter von Waldsteinia geoides. Österr. bot. Ztschr., 101, 5.
Leinfellner W. 1954b. Die petaloiden Staubblätter und ihre Beziehungen zu den Kronblättern. Österr. bot. Ztschr., 101, 4.
Lekczynska I., Wioncek J. 1954. Warųnk tworzenia sie galezistych klosow żyta. Acta agrobot., 2.
Leonhardt R. 1949. Betrachtungen zur Systematik des Compositen. Österr. bot. Ztschr., 96, 3—4.
Luckwill L. C. 1943. The evolution of the cultivated tomato. Journ. Roy. Hort. Soc., 68.

M a n n i n g W. S. 1938. The morphology of the flower of the Juglandaceae. I.The inflorescence. Amer. Journ. Botany, 25, 6.
M a s t e r s M. T. 1869. Vegetable teratology. London.
M a t h o n C. C. 1953a. Obtention d'inflorescences anormales chez les orges. L'évolution des primordia florax. Bull. Mus. nat. hist. natur., 26, 4.
M a t h o n C. C. 1953b. Tératologie et morphologie experimentales sur la base de la modification des condition écologiques habituelles du dévelopeme t. Première note. Bull. Soc. bot. France, 100, 4—6.
M e c k l i n C. E. 1850. Ueber eine Missbldiung an Taraxacum dens leonis. Bull. Soc. Nat. Moscou, 23, 2.
M e r t e n s T. R. and A. B. B u r d i c k. 1954. The morphology, anatomy and genetics of a stem fasciation Lycopersicon esculentum. Amer. Journ Botany, 41.
M o e s z G. 1904. Erdekesebb teratologiai jelensegen. Bot. Közlemenyck., 37, 105.
M o q u i n - T a n d o n A. 1841. Eléments de tératologie végétale. Paris.
N e i b a u e r H. F. 1953. Bildungsabweichungen an ährigen Infloreszenzen. Verhandb. Zool.-bot. Ges., 90.
N e s t l e r A. 1894. Untersuchungen über Fasciationen. Österr. bot. Ztschr., 44.
N o z e r a n R. 1955. Contribution à l'étude de quelques structures florales (Essai de morphologie florale comparée). Ann. Sci. natur. botan. et biol. végét., 16.
P a y e r J. B. 1857. Traité d'organographie comparée de la fleur. Paris.
P e n z i g O. 1921—1922. Pflanzen-Teratologie, 1—3. Berlin.
P l a t e L. 1910. Vererbungslehre und Discendenz-theorie. Festschrift z. 60. Geburstage R. Hortwigs, 2. Jena.
P r e l l H. H. 1954. A case of abnormal flower structures connected with reduced fertility in Solidago virga aurea L. Acta botan. nearl., 3, 4.
R a i n i o A. J. 1929a. Abnormalitäten bei Taraxacum. Ann. Soc. zool.-bot. Fenn. Vanamo, 9, 2.
R a i n i o A. J. 1929b. Über die Intersexualität bei der Gattung Papaver. Ann. Soc. zool.-bot. Fenn. Vanamo, 9, 2.
R e i c h a r d t H. W. 1863. Ueber eine Missbildung der Schifter von Taraxacum officinale Wigg. Wien. Zool.-bot. Verhandl., 3.
R e i c h a r d t H. W. 1868 Eine auffalende Missbildung von Knautia arvensis Coult. Wien. Zool.-bot. Verhandl., 18.
S c h i l b e r s z k y K. 1892. Ueber Carpellomanie bei Papaver Rhoeas und P. orientale. Ber. Kgl. Unger. Naturw. Ges. Budapest, 20.
S c h i l b e r s z k y K. 1893. Neuere Beiträge zur Kenntnis anormaler Blutenorgane. Math. u. naturwiss. Ber. Ungar., 10.
S c h n e i d e r C. K. 1906—1912. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde, 1—2. Jena.
S n i j d e r s J. H. 1953. Fasciatie als teratologium in culturge wassen. Indones. Journ. Natur. Science, 109, 1, 2, 3.
S m a l l I. 1919. The origin and development of the Compositae. New Phytolog. Reprint., 11.
S t e c k i K., K. B o g d a ń s k y. 1953. Teratologie kwiatu i przykwiatków u Caltha palustris L. Acta Soc. bot. Polon., 20, 1.
T a s s i A. 1858. Intorno ad una monstruosita del Papaver somniferum L. Giardini, 5.
T h o m a s H. H. 1936. Paleobotany and the origin of Angiosperms. Bot. rev., 2.
T r o l l W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, 2. Jena.
V e l e n o v s k y I. 1910. Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 3. Praha.
V u i l l e m i n P. 1916. Modification de l'androcée et extension du pistil dans le genre Papaver. Bull. Soc. bot. France, 63.
V u i l l e m i n P. 1926. Les anomalies végétales, leur cause biologique. Paris.
W h i t e O. E. 1948. Fasciation. Bot. Rev., 14, 6.
W i g a n d A. 1887. Beiträge zur Pflanzen-Teratologie. Berlin.
W o r s d e l l W. C. 1905. «Fasciation»: its meaning and origin. New Phytologist, 4, 2—3.
W y c h e r l e y P. R. 1953. Proliferation of spicelets in British grass. I. The taxonomy of the viviparaous races. Watsonia, 1.
Z i e l i n s k i C. 1945. Fasciation in horticultural plants with special reference to the tomato. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 46.

А. И. ТОЛМАЧЕВ

АРЕАЛ ВИДА И ЕГО РАЗВИТИЕ

Существование каждого вида ограничено во времени и пространстве. Определенность географического распространения — ареала вида — наряду с наличием некоторого комплекса морфологических признаков и скрывающихся за ними, но очень часто непосредственно не изучаемых и остающихся неизвестными физиологических свойств является одним из основных критериев вида. При оценке же таксономической значимости относительно малых морфологических различий между близкими растениями проявление их в связи с определенным пространством в представлении многих современных систематиков приобретает решающее значение как основа для оценки этих различий в качестве видовых или расовых признаков.

Многообразие черт распространения растений, фиксируемых при изучении ареалов, и выявляющиеся при этом закономерности давно уже привлекли к себе внимание исследователей. Труды многих из них, специально посвященные изучению ареалов или освещавшие их попутно с решением различных вопросов систематики и географии растений, оказались очень плодотворными в смысле углубления знаний о растительном мире и его истории.

Поскольку каждый вид находится в определенных отношениях с условиями внешней среды и имеет свою историю, естественно, что ареал вида отображает своими очертаниями как зависимость распространения вида от современной обстановки, так и историю вида в ее пространственном выражении. При этом если наши суждения о зависимости растения от современных условий существования, выводимые из данных о его географическом распространении, могут быть проверены и углублены на основе соответствующих опытов (например, при выращивании растения за пределами его естественного ареала), то для познания прошлого вида — его истории — изучение современных ареалов в соединении с данными филогенетической систематики, при учете данных палеогеографии и палеонтологии (где последние имеются), приобретает нередко решающее значение. И именно в этом плане изучение ареалов растений дает и уже дало наиболее интересные результаты.[1]

---

[1] Некоторое представление об удельном весе работ по изучению ареалов в комплексе работ по исторической фитогеографии можно составить хотя бы потому, что в среде ботаников-географов существует тенденция к признанию «ареаловедения» или «ботанической хорологии» (Arealkunde, Pflanzenchorologie; Schwarz, 1938) особой научной дисциплиной. Косвенно то же оттеняется учреждением изданий, специально посвящаемых публикации результатов по изучению ареалов растений (широко известная, к сожалению не возобновленная после второй мировой войны, серия «Die Pflanzenareale» и начатое у нас пока только единственным выпуском издание «Ареалы»).

Из констатации определенности ареала каждого вида на любом этапе истории его существования вытекает признание, что история ареала есть неотъемлемая часть истории вида и что становление каждого нового вида неотделимо от становления его ареала. Тем самым, изучая непосредственно ареалы видов, мы так или иначе вникаем в вопросы происхождения и истории самих видов, распространение которых нами изучается. Ареал служит нам в какой-то степени «зеркалом истории вида».

В подавляющем большинстве случаев объектом нашего (ареаловедческого) изучения является статика ареала, т. е. современное распространение заинтересовавшего нас растения. Правильность наших заключений об истории вида целиком зависит при этом от того, насколько мы разобрались в закономерностях развития ареалов, отражаемых их современным состоянием, и насколько правильно сумели учесть некоторые превходящие обстоятельства (в частности, данные палеогеографии). В меньшем числе случаев история ареала частично познается на основе прямых палеоботанических свидетельств былого распространения вида. И еще реже динамика ареала прослеживается путем сопоставления непосредственных наблюдений над распространением вида за определенный отрезок времени. Новейшие изменения в распространении растений, достаточно быстрые для того, чтобы быть зафиксированными наблюдениями за ограниченный промежуток времени, имеют место, как правило, в связи с теми или иными воздействиями на растительный мир со стороны человека. Они непосредственно обусловлены либо заносом определенного вида в новую для него область, сопровождаемым затем уже спонтанным расселением вида по ней (классический пример — история распространения *Elodea canadensis* L. в Европе), либо массовым истреблением определенного вида, приводящим к сокращению его ареала, а порой ставящим под угрозу само его существование.

При изучении каждого явления природы в историческом плане мы стремимся выявить в нем первичные и вторичные черты, познать происхождение и первоначальный характер данного явления и на этой основе определить сущность его последующих преобразований. В применении к ареалам растений это означает стремление выявить в первую очередь закономерности становления ареалов как одной из сторон процесса возникновения видов.

О монотопном или политопном (однократном или повторном) возникновении видов

Большинство исследователей, специально занимавшихся проблемой видообразования, придерживается установленного еще Ч. Дарвином положения о неповторимости видов животных и растений. Каждый вид существует в истории органического мира лишь однажды: возникнув в определенное время и в определенном месте, он существует в течение некоторого периода, а затем исчезает с лица земли, либо вследствие вымирания под давлением тех или иных причин, либо вследствие преобразования в новые, дочерние виды. Виды, однажды исчезнувшие, не появляются вновь, повторное возникновение одного и того же вида невозможно.

В применении к истории ареалов тезис об однократности возникновения вида расшифровывается как представление о приуроченности становления каждого вида к какому-то единому пространству. Именно

исходя из этого представления, большинство исследователей развивает свои суждения об истории ареалов на основе убеждения в целостности ареала каждого вида. В связи с этим все случаи так называемого прерывистого (дизъюнктивного) распространения рассматриваются как нечто вторичное, т. е. как результаты преобразования ареалов уже сложившихся видов, обладавших первоначально непрерывным распространением. Различные случаи прерывистого распространения толкуются при этом по-разному. Иногда допускается, что расселение вида за пределы первичного ареала происходило как бы скачками, путем заноса его зачатков на топографически отдаленные, но сходные по условиям развития растений места, без заселения видом промежуточной площади. В таком случае признание вторичности присутствия вида на любом участке за пределами его первичного ареала сочетается с утверждением первичности «разрывов» ареала, отдельные части которого могли быть никогда не связаны друг с другом. Сколь велики могут быть такие «первичные разрывы» ареалов видов, расселяющихся в отдаленные места благодаря дальнему переносу их зачатков, часто остается невыясненным и даже не подвергается более конкретному анализу. Но многие исследователи вообще ставят под сомнение возможность (или допускают лишь как редкое исключение) расселения вида сразу на значительные расстояния, без закрепления на промежуточном пространстве.

В подавляющем большинстве случаев (причем тем чаще, чем тщательнее произведено исследование ареалов) прерывистое распространение видов трактуется как результат нарушения целостности первоначально непрерывного ареала. Принимается, что по меньшей мере подавляющее большинство видов постепенно расселяется за пределы первичного ареала, после чего может, под давлением изменения физических условий местности или конкуренции других видов, на части заселенного пространства исчезнуть, сохранившись в других его частях. «Разрывы» ареалов рассматриваются в таком случае как результат местного вымирания соответствующих видов, а изолированные друг от друга части ареала — как очаги сохранения их.

Выводы об истории ареалов, полученные в итоге исследований, проведенных авторами, исходившими с указанных выше позиций, часто весьма убедительны. Нередко они хорошо согласуются с совершенно независимо от них сделанными заключениями геологов. Бывает, что они позволяют провизорно намечать новые решения палеогеографических вопросов, причем последующее подтверждение высказанных ботаниками-географами предположений выводами геологов оказывается в таких случаях лучшим свидетельством правильности научно-теоретических соображений, положенных в основу рассуждений первыми. Все это убедительно показывает, что концепция последователей Дарвина — допущение только однократного возникновения каждого вида, единства первичного ареала вида, вторичности случаев прерывистого распространения видов — в своей основе правильна. Поэтому поставленный нами в этом разделе вопрос сводится не к общей ревизии тезиса об однократности и монотопности возникновения каждого вида, а к тому, чтобы выяснить — является ли этот, подтвержденный результатами многочисленных исследований, путь развития ареалов единственно возможным.

Не приходится закрывать глаза на то, что объяснение прерывистого распространения растений как результата нарушения целостности пер-

воначально непрерывных ареалов иногда встречает существенные трудности. Интервал между отдельными частями современного ареала оказывается подчас очень значительным. Вместе с тем условия произрастания вида могут быть очень специфичными и резко не сходными с условиями промежуточных между частями его ареала пространств. И нам трудно бывает представить себе такое изменение этих условий, при котором вид мог бы произрастать там, где теперь отсутствует. Трудности объяснения порой усугубляются констатацией очевидной молодости видов, обладающих прерывистым распространением, в связи с чем возможное в принципе предположение, что явления, обусловившие разрушение целостности ареала, могли происходить давно или продолжаться в течение очень длительного времени, для таких случаев оказывается непригодным. Часто и историческая геология не может подсказать нам возможных путей выхода из складывающихся трудностей.

В значительной степени под давлением трудностей объяснения прерывистого распространения определенных растений обычным путем и возникли предположения о политопном возникновении некоторых видов. Авторы соответствующих гипотез предполагают, что один и тот же вид мог образоваться независимо в разных частях своего прерывистого ареала и что, следовательно, допущение существовавших когда-то связей между обособленными частями современного ареала вида вовсе не является необходимым.

На вероятность политопного происхождения некоторых высокогорных растений Альпов и гор южной Европы указывал в ряде своих работ Брикэ (Briquet, 1891, 1901, 1906). Его представления вызвали довольно резкие возражения ряда исследователей (например, Jerosch, 1903), но позже встретили и более сочувственное отношение (Gams, 1933b, 1938). Интересные соображения о возможности политопного возникновения некоторых высокогорных видов растений в горах Индонезии приводит Ван-Стеенис (Van Steenis, 1934—1936). По его мнению, один и тот же, широко распространенный, невысокогорный вид мог преобразовываться в близко родственный высокогорный параллельно на различных, обособленных друг от друга возвышенностях. Хольм (Holm, 1922) считал вероятным независимое (т. е. политопное) развитие некоторых видов растений в Европе и в Северной Америке. Вопрос в целом оставался, однако, спорным потому, в частности, что споры велись чаще о принципиальной возможности определенного явления или о степени вероятности его в том или ином конкретном случае, без опоры на недостававшие в то время данные более утонченных исследований.

Некоторую ясность в этот запутанный вопрос вносят позднейшие исследования, вскрывающие сущность формообразовательных процессов, приводящих к образованию отдельных видов растений. Так, в настоящее время можно уже считать установленным, что результатом межвидовой гибридизации может явиться возникновение наследственно устойчивых и четко очерченных морфологически новообразований, таксономически равноценных возникающим иными (часто — конкретно невыясненными) путями видам. Эти гибридогенные виды в дальнейшем поддерживают свое существование сами по себе, и повторение скрещиваний родоначальных видов для их воспроизводства отнюдь не является необходимым. Поскольку, однако, основная предпосылка возникновения подобных видов — сообитание и скрещивание определенных родоначальных форм — может повторяться многократно, допущение воз-

можности политопного развития этих видов представляется естественным.

Вероятность гибридогенного происхождения некоторых альпийских видов рода *Primula* в свое время отмечал еще Кернер (Kerner, 1871, 1898). Дальнейшие исследования (ср. работы Ernst, Gams, Wanner и др.) подтвердили ряд предположений Кернера и значительно обогатили наши знания фактическими данными о возникновении гибридогенных форм *Primula* и идущем на их основе формообразовании. В частности, гибридогенное происхождение некоторых видов секции *Auricula*, наиболее характерной для высокогорий средней Еропы, в настоящее время едва ли может считаться сомнительным. Так, альпийская *P. pubescens* Host. является, по-видимому, продуктом гибридизации *P. auricula*×*hirsuta*; виды подсекции *Rhopsidium* (*P. Allionii* Lois., *P. integrifolia* L., *P. tirolensis* Schott) представляют, очевидно, продукт гибридизации между видами подсекций *Athriticae* и *Erythrodrosa*. Особенно существен для нас тот факт, что некоторые гибридогенные виды *Primula* обладают в Альпах прерывистым распространением, причем отдельные части их ареалов приурочены к участкам горной страны, подвергавшимся сплошному оледенению в геологически новейшее время (последнее альпийское оледенение). На промежуточных площадях они, по-видимому, никогда не произрастали и, следовательно, возникли политопно. Возникновению их способствовала опустошенность определенных участков земной поверхности оледенением, вызвавшая возможность быстрого заселения их растениями различного по своим биоценотическим связям происхождения. При этом происходит образование первоначально неустойчивых растительных группировок, в которых всегда возможен контакт между видами, обычно произрастающими более обособленно друг от друга. Не следует недоучитывать и возможность некоторого расшатывания наследственной основы обоих родительских видов в «непривычных» для них условиях новозаселенного субстрата как одной из предпосылок возникновения плодовитых дочерних форм в результате гибридизации.

Так или иначе, но, доказывая возможность гибридогенного и политопного возникновения видов растений, Гамс устанавливает и исключительный характер этого явления, ввиду его связи со строго определенными, далеко не всегда и не везде могущими повторяться условиями. В том же смысле высказываются Е. Г. Бобров (1946), Тэррилл (Turrill, 1951) и некоторые другие исследователи.

Возникновение новых видов в итоге гибридизации, естественно, может быть и не политопным. Монотопное развитие определенного гибридогенного комплекса, дающего начало постепенно стабилизующемуся гибридогенному виду, в принципе даже более вероятно. Вместе с тем если скрещивания, дающие начало таким комплексам (прообразам будущих видов), происходят независимо друг от друга на разобщенных участках, то обязательно ли будет политопное развитие на их основе одного вида? Некоторые факты заставляют усомниться в этом. Так, широко распространенная на крайнем севере форма пушицы, известная систематикам под названиями *Eriophorum Chamissonis* C. A. M., *E. intercedens* Lindb. и *E. medium* Ands., по мнению многих исследователей, представляет плод гибридизации между *E. Scheuchzeri* Hoppe и *E. russeolum* Fr. Этому соответствует, как кажется, и характер распространения *E. Chamissonis*: на протяжении своего обширного ареала, местами перекрывающегося лишь с ареалом какого-либо одного из предполагаемых

видов-родоначальников, вид этот встречается определенно не повсеместно. Он то обнаруживается, то мы вовсе не встречаем его на значительном пространстве. И это наводит на мысль, не возникли ли отдельные, географически обособленные популяции *E. Chamissonis* вне связи друг с другом, политопно. Веским доводом в пользу такого предположения является, по-нашему мнению, несовпадение в некоторых деталях признаков *E. Chamissonis* из разных частей ее ареала. Так, новоземельская *E. Chamissonis* (в литературе по Новой Земле обычно называемая *E. intercedens*) определенно отличается по окраске летучек от фенноскандинавской или сибирской, сближаясь в этом отношении с *E. Scheuchzeri.* Допуская политопное происхождение различных популяций *E. Chamissonis*, мы думаем вместе с тем, что в данном случае имеет место развитие не тождественных друг другу гибридогенных форм, но лишь близких подобий, хотя и возникающих на основе гибридизации одной и той же исходной пары видов, притом видов, не подверженных географической, расовой дифференциации.

Поэтому наряду с политопным возникновением одного вида гибридизация между двумя видами, происходящая в разных местах, отдаленных друг от друга и не тождественных по своим условиям, может, как кажется, дать толчок и к возникновению (в каждом отдельном случае — монотопному) двух (или более) близких видов.

Исключительный характер возникновения некоторых гибридогенных форм и неодинаковость поведения определенных родительских пар в разных географических условиях выявляется и следующим примером. В свое время ботаники, знакомые с систематикой рода *Salix*, были поражены результатом опытов Херибсрта Нильсона (Nilsson, 1931), получившего как продукт скрещивания *Salix caprea* L. и *S. viminalis* L. растения, в высшей степени подобные третьему европейскому виду ивы — *Salix cinerea* L. В отличие от обоих родоначальных видов, имеющих по 19 хромосом, этот гибрид имел удвоенное количество их—38, свойственное и *S. cinerea.* В связи с таким результатом опыта сам собой возник вопрос о возможности гибридогенного происхождения *S. cinerea.* Но интересно и то, что скрещивание *S. caprea*×*viminalis*, по-видимому, вовсе не обязательно приводит к результату, указанному выше. Во всяком случае в систематической литературе по ивам описываются обычные, промежуточные по своим признакам, гибриды *Salix caprea*×*viminalis*, ни в какой степени не уподобляющиеся *S. cinerea* (Floderus, 1931; Назаров, 1936). На Дальнем Востоке, где *S. caprea* замещается близким видом или расой *S. Hultenii* Flod. [=*S. caprea* ssp. *Hultenii* (Flod.). Kom.], a *S. viminalis* — едва отличимой от нее *S. yezoensis* Kim., известна и помесь между ними, описанная под особым видовым назанием — *Salix pedionoma* Kim. Сходства с *S. cinerea* у нее нет. Как общий вывод из совокупности известных пока данных можно представить, как кажется, лишь то, что результаты гибридизации *Salix caprea* (s. l.) и *S. viminalis* (s. l.) могут быть различными. Результат, полученный Херибертом Нильсоном, по-видимому, представляет нечто исключительное (полиплоидия), но чем именно он обусловлен — мы пока не знаем. И во всяком случае мы не можем исключить возможности возникновения и здесь различных «конечных продуктов» гибридизации определенных видов.

Как с возможным источником параллельного формообразования на базе одного исходного вида, безусловно, следует считаться с явлениями автополиплоидии. По мнению Тэррилла, например, можно допустить, что имеющая прерывистое распространение *Ramonda serbica* Panč. (обла-

дающая числом хромосом $2n=72$) произошла от более широко распространенной *R. nathaliae* Panč. et Petr. ($2n=36$), в одном случае на западе Балканского полуострова, в другом — в восточной Сербии. Имеющиеся данные, однако, не позволяют пока утверждать, что из двух возможностей является при этом более вероятным: политопное развитие одного производного вида или развитие в разных частях ареала родоначального вида нескольких подобных друг другу производных — полиплоидов. Возможно, что решающее значение в смысле определения реальных результатов каждого случая возникновения автополиплоидов будут иметь воздействия внешней среды, способствующие в одних случаях закреплению подобия эволюирующих популяций, в других (чаще — при большей пространственной разобщенности очагов возникновения полиплоидов) — дифференциации их сообразно с различиями условий существования.

Некоторая перестройка наследственной основы вида возможна и без изменения числа хромосом. Так, Тэррилл (Turill, 1951) указывает на возможность независимого возникновения, разновременно и в разных местах, одинаковых «генных мутаций», проявляющихся в приобретаемых соответствующими особями видимых признаках. Совпадение некоторой комбинации таких мутаций может привести к политопному возникновению форм, заслуживающих определенной таксономической оценки, вплоть до ранга вида. Так, возможно, например, что *Fraxinus pallisae* Wilm., произрастающий в дельтах Дуная и Марицы, возник в этих местах независимо, как производное шире распространенного *F. oxycarpa* Willd. Однако подобный путь объяснения кажется Тэрриллу вероятным лишь при ограниченности различий между родоначальным видом и его производными; ожидать параллельного образования тождественных форм, отличающихся от родоначального вида значительным комплексом признаков, едва ли возможно.

Из сказанного вытекает, что политопное возникновение видов представляет реальную возможность, с которой ботаник, изучающий ареалы растений, особенно ареалы видов, обладающих прерывистым распространением, обязан считаться. И все же, за относительно редкими исключениями, гипотеза политопного происхождения видов не дает исследователю искомого выхода из трудностей, возникающих в ходе изучения прерывистых ареалов. Причина этого прежде всего в том, что во всех случаях реально возможного политопного развития вида обязательным условием является такое распространение родоначального вида, которое обеспечивало бы возможность обособленного преобразования различных его популяций в одинаковые производные, т. е. в популяции дочернего вида.[1] Но для большинства случаев прерывистого распространения, для которых выдвигались допущения политопного возникновения видов, это означает, что вместо постулата о первично непрерывном распространении изучаемого вида молчаливо допускается непрерывное же распространение его непосредственного родоначальника. Ибо, сколь бы высоко ни оценивали мы роль «формирующего воздействия внешней среды» как фактора, влияющего на наследственную природу растений, мы не можем не сознавать, что одинаковые воздействия на наследственную основу различных видов никогда не могли бы вызвать у них такие

[1] В случае с гибридогенными комбинациями, естественно, должно быть допущено соответствующее распространение обоих исходных видов.

ее преобразования, результатом которых явилось бы параллельное возникновение одного и того же дочернего вида.[1]

Таким образом, как будто устраняя некоторые трудности истолкования прерывистого распространения некоторых видов допущением его первичности, гипотеза политопного развития видов, кроме очень немногих случаев,[2] не исключает построений, предполагающих наличие непосредственной связи между обособленными частями изучаемого ареала, столь же гипотетических, как и реконструкции прежних состояний последнего.

Недоучет указанных обстоятельств авторами, склонными допускать политопизм развития видов как нечто нормальное, иногда сочетается и с невысокой требовательностью в отношении точности определения растений. Так, Хольм (Holm, 1922) указывал на вероятность независимого развития в горах Европы и запада Северной Америки мака *Papaver pyrenaicum* (L.) Kern. Совершенно обходя вопрос о том, как могли попасть в оба района предки предполагаемого единого вида, автор опирался в своих рассуждениях на недостаточно точную идентификацию объектов, прерывистое распространение которых им обсуждалось. В действительности же, речь должна была быть не о прерывистом распространении одного вида (*P. pyrenaicum*), а о происхождении похожих друг на друга, но различных видов *Papaver* из секции *Scapiflora*, обладающих обособленными ареалами.

Пример с кажущейся дизъюнктивностью распространения *Papaver pyrenaicum* показателен в том отношении, что гипотезы о политопном происхождении видов могут возникать и как результат приближенных определений вследствие недостаточно тщательного изучения объектов исследования. Возникновению их способствует и нередкая еще в нашей таксономической практике легкость, с которой морфологическое сходство между определенными видами автоматически воспринимается как показатель прямого родства между ними, принадлежности к одному генетическому ряду. Возможность далеко идущего параллелизма формообразования при этом недоучитывается. Между тем, по-видимому, развитие подобных друг другу новообразований в ходе приспособления к сходным условиям существования в различных частях ареала определенной группы (рода, секции) представляет явление, часто встречающееся в природе. При этом сходство между «конечными звеньями» отдельных, независимо эволюирующих генетических рядов может быть более заметно, нежели связи между членами каждого генетического ряда в отдельно-

---

[1] Правда, предположение о полифилетическом (не только политопном и полихронном!) возникновении некоторых видов растений (например, овсюга) высказывались некоторыми авторами в связи с защитой ими известных тезисов о «порождении» ныне существующих видов другими современными же видами. При этом допускалось одинаковое пренебрежение к изучению и природы растительных организмов, и конкретных условий внешней среды, якобы повинных в их наследственном «перерождении». Равным образом нечеткая постановка и сомнительная документация проводившихся опытов сочетались у некоторых авторов с явным пренебрежением к основным законам логики при развитии опиравшихся на и без того сомнительный фактический материал рассуждений. Все это лишает нас возможности рассматривать приводившиеся данные о полифилетическом развитии видов как материал, подлежащий научной интерпретации.

[2] Исключения представляют те случаи, когда мы связываем возникновение дочернего вида с преобразованиями какого-либо ныне существующего вида, фактически обладающего сплошным распространением.

сти. И в таксономической практике могут возникать (и нередко возникают) «ряды» форм, объединяющие в действительности не ближайших сородичей, а растения, находящиеся на известном уровне преобразования (Evolutionsstufe немецких авторов) исходной структуры в ходе приспособления к определенным условиям внешней среды.

Естественно, что вопрос о политопизме происхождения в подобных случаях приобретает совершенно иное содержание, чем в применении к явлениям собственно видообразования, и выходит за рамки обсуждаемой нами проблемы.

Подводя итог сказанному, мы приходим к выводу, что политопное возникновение видов, а следовательно, и искони расчлененных на две или более частей ареалов, возможно при наличии определенных, отчасти охарактеризованных выше предпосылок. Оно представляет, однако, явление, хотя и наблюдаемое повторно, но по своей природе исключительное. Основное представление о виде как образовании, возникающем однократно и только в одной определенной части земной поверхности, остается непоколебленным. Соответственно этому целостность первичного ареала вида сохраняет для нас значение одного из основных положений учения об ареалах.

О размерах первичного ареала вида

Сколь обширна может быть территория, на которой происходит формирование вида? Приурочено ли становление его к какой-либо весьма ограниченной площади в пределах ареала родоначального вида, или процесс, приводящий к образованию нового вида, осуществляется одновременно на значительном пространстве?

Различные биологи отвечают на эти вопросы по-разному. Те, чье внимание сосредоточено преимущественно на вопросах развития узколокализованных географических разновидностей и рас, в частности в связи с географической изоляцией [направление, зачинателем которого был автор «миграционной теории» М. Вагнер (Wagner, 1868, 1889)], часто склоняются к признанию большой ограниченности первичного ареала вида общим правилом и даже законом. Такое представление об ареале зачинающегося вида стоит в прямой связи с постулатом о его развитии на основе малочисленной популяции (или единичных особей), отклонившейся в том или ином отношении от типа исходного вида. Представление о первоначальной ограниченности каждого ареала и образовании обширных ареалов только в результате более или менее длительного расселения вида за пределы его «центра происхождения» входит составной частью и в известную концепцию Уиллиса (Willis, 1922) «Age and area». Напротив, важное указание Дарвина на значение многочисленности варьирующих особей как одной из предпосылок эффективного воздействия естественного отбора на развитие организмов едва ли совместимо с указанными взглядами. Кажется даже более вероятным, что процесс формообразования (ведущий к возникновению нового вида) может развертываться быстрее, если определенные изменения охватывают популяции, занимающие более или менее обширное пространство и представленные большой массой особей.

Учитывая последние обстоятельства, мы, однако, должны признать маловероятным, что обширнейшие из известных современных ареалов отдельных видов могут совпадать по протяженности с первич-

ными ареалами этих видов. Ибо, если, — как это фактически имеет место, — определенные виды могут с у щ е с т в о в а т ь при относительно разнообразных условиях, предположить, что и становление их проходило под влиянием их разнообразия, а не какого-то более или менее узкого комплекса условий, едва ли логично. По-видимому, обширность крупнейших ареалов является в большей или меньшей степени результатом р а с с е л е н и я вида за пределы первоначально занимавшейся им территории. На некоторую ограниченность пространства, к которому бывает приурочено развитие вида, указывают и массовые примеры р а с о в о й д и ф ф е р е н ц и а ц и и широко распространенных видов.[1]

Не подлежит сомнению, что в становлении каждого вида проявляется одновременно наличие некоторого противоречия между природой родоначального вида и условиями его существования в определенной области и преодоление этого противоречия в ходе преобразования наследственных свойств вида — возникновения нового вида. В пределах того, насколько это преобразование действительно устраняет указанное противоречие, происходит стабилизация наследственности молодого вида: он приобретает те черты морфологической устойчивости, которые характеризуют так называемые хорошие виды и позволяют отграничивать их особи от особей других, хотя бы и близких видов. Расширяя свое распространение, вид может заселить и пространства, условия которых в большей или меньшей степени не совпадают с таковыми его родины. В общем, по мере расширения ареала условия, с которыми соприкасается вид, становятся менее однородными, чем те, которые вызвали его к жизни в пределах первичного ареала. Разнообразие условий приводит к тому, что противоречия между ними и наследственной природой вида в разных частях его ареала оказываются неодинаковыми. Следствием этого и является возникновение так называемой г е о г р а ф и ч е с к о й и з м е н ч и в о с т и, а на ее основе происходит д и ф ф е р е н ц и а ц и я в и д а н а г е о г р а ф и ч е с к и е р а с ы. Ареал каждой из последних, естественно, ограничен по сравнению с общим ареалом вида. И именно то, что путем к образованию новых видов большей частью служит г е о г р а ф и ч е с к а я дифференциация исходных типов, говорит против предположения, что очень широко распространенные виды могут преобразовываться в новые (дочерние) виды на всем протяжении своего обширного ареала. Этому отнюдь не противоречит существование большого количества (но все же очевидно меньшинства!) очень широко распространенных видов, не подверженных расовой дифференциации. Существование их доказывает лишь, что расширение распространения разных видов без ломки их наследственной природы возможно в очень различных пределах. Существуют виды (например, *Phragmites communis* L.), способные заселить громадные и довольно разнохарактерные по своим условиям пространства, не вступая в такие противоречия с этими условиями, которые сделали бы перестройку его наследственной природы неизбежной. Но нам трудно представить себе такие изменения условий, которые могли бы вызвать о д н о в р е м е н н о и повсеместно, на всем протяжении ареала такого типа, как у *Ph. communis*, е д и н о о б р а з н ы е изменения природы вида, приводящие к образованию на его ос-

[1] Говоря о расовой дифференциации видов, мы обращаем здесь внимание на нее только как на проявление процесса приноровления строения растений (и животных) к р а з л и ч н ы м местным условиям разных частей ареала вида. Вопроса о таксономической значимости образующихся в ходе этой дифференциации рас мы здесь не затрагиваем.

нове нового вида. Более вероятно, что такие изменения произойдут в какой-либо отдельной части ареала широко распространенного вида по тому типу, как происходит, например, дифференциация таких широко распространенных видов, как *Vaccinium vitis-idaea* L. и *V. uliginosum* L., сохраняющих постоянство своих признаков на громадных пространствах северной лесной зоны, но заметно изменяющихся в пределах Арктики (*V. vitis-idaea* ssp. *pumilum* Horn., *V. uliginosum* ssp. *microphyllum* Lge.).

Дифференциация широко распространенного вида на географические расы представляет, несомненно, очень часто встречающийся путь образования новых видов растений. Очень многие, не вполне обособившиеся еще друг от друга, расы могут рассматриваться как прообразы обособленных видов, как виды in statu nascendi. И это служит основанием для заключения, что ареалы таких рас могут дать нам представление о первичных ареалах видов, а их размеры — о размерах первичных ареалов. Если мы имеем дело с серией обособленных, но близко родственных видов, замещающих друг друга в пространстве, мы также, по крайней мере в большинстве случаев, можем допустить, что ареалы этих видов в общем соответствуют вероятным размерам их первичных ареалов. Но каковы же могут быть эти размеры?

Обыкновенная черемуха (*Padus racemosa* Gilib.) распространена на протяжении значительной части Европы и в западной Сибири. С приближением к Енисею она постепенно замещается ближайше родственной *Padus asiatica* Kom., распространенной далее на восток вплоть до берегов Тихого океана. Различия между обоими видами настолько незначительны, что самостоятельность их признается не всеми систематиками, обособление же их не может рассматриваться как явление далекого прошлого. Но в какой же форме оно могло произойти? Кажется вероятным, что оно — следствие дифференциации одного родоначального типа и что пространственные соотношения между продуктами его дифференциации (обоими замещающими видами) едва ли существенно изменились со времени их становления. Если это так, то современный ареал каждого из указанных видов черемухи должен приближенно соответствовать его первичному ареалу.

Одним из оригинальных представителей современных флор востока Азии и востока Северной Америки является папоротник *Osmunda cinnamomea* L. Его ареал разделен в настоящее время на две далеко разобщенные части — восточноазиатскую и восточноамериканскую. Каждой из них свойственна одна из географических рас этого вида. Приуроченность этих рас к обособленным частям ареала указывает на возможную причинную связь их развития со спецификой условий двух обособленных областей. Вместе с тем, по-видимому, формирование их происходило в каждой из обособленных частей ареала *O. cinnamomea* как в целом, т. е. первичный ареал каждой расы имел едва ли меньшую площадь, чем современный.

Рассматривая современное распространение серии близко родственных видов ряда *Picta* рода *Acer*, в частности встречающихся в СССР *Acer laetum* C. A. M. (Кавказ, а также горы северного Ирана и северо-востока Малой Азии), *A. turkestanicum* Pax (Средняя Азия), *A. mono* Max. (Приамурье, северо-восточный Китай, Корея) и *A. pictum* Thunb. (Сахалин, Япония), мы едва ли можем представить себе эти виды иначе, как занимающими весь современный ареал каждого из них с того самого времени, как началась географическая дифференциация когда-то широко

распространенного исходного типа «lactum — pictum». Более того, принимая во внимание дизъюнктивный характер современного распространения рассматриваемой группы видов, мы скорее можем предполагать, что ареал каждого из последних мог быть первоначально даже несколько шире современного.

Географическая расовая дифференциация представляет обычное явление у различных видов маков секции *Scapiflora*. Так, у монголо-забайкальского вида *Papaver rubro-aurantiacum* (Fisch.) Lundstr. бо́льшая, южная часть ареала занята одной расой — ssp. *typicum* (Fedde) Tolm., а северная другой — ssp. *setosum* Tolm. Будем ли мы рассматривать эти расы как результат параллельно идущего развития на базе какого-то третьего исходного типа или примем, что одна из них является первичным типом вида, другая же — продуктом его изменения, мы все равно не обойдемся без допущения, что развитие этих рас захватывает одновременно всю площадь, на которой каждая из них встречается.

Несколько иную картину соотношений между расами мы наблюдаем поблизости, у другого вида мака — *Papaver nudicaule* L. Основная его раса — ssp. *commune* Turcz. — распространена от северной Монголии на юге до юго-западных районов Якутии на севере. Но на о-ве Ольхон, близ западного берега Байкала, вид представлен другой расой — *P. nudicaule* ssp. *baicalense* Tolm. Ее возникновение связано, очевидно, со специфическими условиями названного острова. И это заставляет думать, что в данном случае формирование определенной расы приурочено к ограниченному пространству.

Напомним, что многочисленные узколокализованные эндемичные виды различных родов, отмечаемые в разных частях Средиземноморской флористической области, в тропических лесных странах, во многих высокогорных областях, в субтропиках Австралии или южной Африки, в значительной части представляют заведомо молодые новообразования. Мы не можем допустить, что ареалы их были когда-то обширными, а затем подверглись сокращению, и должны рассматривать локализованность их распространения как их первичное свойство.

Таким образом, рассмотрение различных путей образования видов растений в разных географических условиях показывает, что решение вопроса о размерах первичного ареала вида не может быть дано в единообразной форме для всех случаев. Одни виды возникают первоначально на очень ограниченной площади, и многие из них так и остаются весьма узко распространенными. Размеры первичных ареалов других видов могут быть гораздо большими. Их протяженность может измеряться сотнями и тысячами километров, а их общая площадь — достигать миллионов квадратных километров. И если размеры наиболее обширных ареалов, обязанных своими размерами расселению соответствующих видов, в какой-то степени всегда являются функцией времени, то прямого параллелизма между временем возникновения различных видов и размерами их ареалов, очевидно, не существует.

Изменения ареалов сложившихся видов. Проблема прерывистого распространения

Однажды возникнув, вид существует более или менее продолжительное время. Географическое распространение его не остается при этом неизменным. Отдельные виды, возникнув на весьма ограниченных участ-

ках земной поверхности, на основе преобразования малочисленной исходной популяции (чаще всего — в условиях географической изоляции), могут навсегда оставаться узколокализованными (явления изоляционного эндемизма в собственном смысле). Это может вызываться иногда их узкой специализацией — применительно к местным условиям, проявляющимся лишь на ограниченной площади, обособленной от других пространств со сходными условиями (изолированные горные вершины, отдаленные от берега местообитания на океанических островах, изолированные лесные «острова» в окружении безлесных пространств и т. п.). В других случаях, возможно, отличия, с возникновением которых связано обособление нового вида (искони узколокализованного), не представляют существенных в биологическом отношении приобретений, а следовательно, и предпосылки для его экспансии.

Однако общим правилом, по меньшей мере для видов, возникших вне условий изоляции, по-видимому, является тенденция к расширению первичного ареала путем *расселения* за его пределы. Расширение ареала, как и приумножение численности особей (т. е. перевес размножения над истреблением), резонно рассматривается как один из показателей *процветания* вида, *биологического прогресса* (Северцов, 1939).

Естественно, что расселение вида возможно лишь в известных пределах, зависящих от наличия на заселяемом пространстве некоторого комплекса физико-географических и биотических условий, необходимых для нормального развития данного вида.[1] Но тенденция к расширению ареала неизбежно должна быть присуща каждому виду, процветающему в данное время.

Расширение, или экспансия, ареала в принципе возможно во всех направлениях, но фактически оно происходит неравномерно. Скорость (и дальность) расселения в определенном направлении зависит и от степени общего сходства условий примыкающих к первичному ареалу вида пространств с его (первичного ареала) условиями, и от наличия (и частоты повторяемости) пригодных для данного вида местообитаний, и от многих других обстоятельств. Один и тот же вид может на различных рубежах своего ареала проявлять то явно выраженные тенденции к экспансии, то, наоборот, консерватизм, «ригидность» ареала (Hultén, 1937). Сообразно с разными возможностями расселения, ареалы различных растений закономерно изменяют свои очертания, причем многие особенности ареалов, характерные для определенных видов, повторяются и у других, расселение

---

[1] Некоторые исследователи допускают возможность распространения видов и на не отвечающие их жизненным требованиям пространства, видя именно в этом одну из основных причин образования новых разновидностей и видов. При этом предполагается, что в *ходе своего расселения* вид приобретает некоторые новые приспособления, обеспечивающие возможность расширения его ареала дальше некоторого предела. Допущение это едва ли правильно. Для того чтобы измениться, вид несомненно должен испытать некоторые, более или менее устойчивые воздействия определенных условий, в большей или меньшей степени отличных от тех, которые вызвали его становление. Но для того чтобы испытать такие воздействия, вид должен *уже присутствовать* там, где они могут быть на него оказаны. Поэтому более правилен взгляд тех авторов, которые смотрят на явления расовой дифференциации (образования «географических разновидностей») не как на предпосылку расширения ареала, а прежде всего как на *следствие* такого его расширения, при котором длительное существование вида на всем его пространстве, при не абсолютно единых условиях, вызывает необходимость разнохарактерного развития популяций вида в разных частях области его распространения.

которых регулировалось теми же закономерностями.[1] Но в общем всякий прогрессивный ареал характеризуется наличием границ, где с некоторой, чаще не могущей быть точно определенной скоростью происходит надвигание вида на не занятые им пространства.[2] Пока расселение вида происходит в пределах территории, достаточно для его произрастания благоприятной, численность популяций вида у окраины его ареала («надвигающегося» на незаселенное данным видом пространство) может быть значительной, граница ареала — резко очерченной. Целостность ареала будет при этом общей чертой.

Противоположностью расселению и показателем биологического регресса являются сокращение ареала и уменьшение численности особей вида на занимаемом им пространстве. Сокращение ареала представляет собой пассивный процесс; оно отражает не какие-либо перемещения особей вида в пространстве, а вымирание популяций вида на определенной части однажды заселенной им территории, могущее предварять и вымирание вида вообще.[3] Соответственно пассивному характеру процесса, деградация ареала протекает не как прямая противоположность его экспансии, подчиняясь контролю отчасти других условий. Если возможность экспансии вида всегда зависит от наличия благоприятных для нее условий у границ ареала, то локальное вымирание вида может совершаться повсюду, где условия существования складываются для него мало благоприятно. Окраина и глубинная часть ареала, пространство, издавна обитаемое видом (первичный ареал), или недавно им заселенное, в принципе равноценны и могут в равной степени оказываться как в роли «очагов консервации» вымирающего вида, так и мест, где он исчезает наиболее быстро. Поэтому деградация ареала в подавляющей массе случаев сводится не к равномерному его сокращению, а к разного рода нарушениям целостности — в форме ли раздробления ареала на несколько крупных частей, отчленения от основного ареала окраинных «островных местонахождений», изъязвления ареала в глубине его «пустотами», где данный вид не обнаруживается, и т. д. И часто лишь тогда, когда некоторый наблюдаемый нами вид фактически находится на грани полного вымирания, мы снова видим его как обитателя ограниченной целостной территории — единственного уцелевшего участка когда-то обширного ареала.

Исходя из представления о целостности первичного ареала вида, мы должны смотреть на случаи прерывистого распространения как на разультат нарушения целостности ко-

[1] Ряд общих закономерностей, характеризующих ареалы растений в их зависимости от физико-географических условий, был освещен еще в классической «Ботанической географии» Декандоля (De Candolle, 1855). Таково, например, преобладание в умеренных широтах северного полушария ареалов, более протяженных с запада на восток, чем с юга на север.

[2] При смещении какой-либо определенной границы ареала остальные границы его могут оставаться без изменений.

[3] Наряду с расширением и сокращением ареала в собственном смысле слова может происходить, чаще всего под влиянием охватывающих широкие пространства изменений климата, общее смещение ареала в определенном направлении. По своей сущности, однако, оно представляет не какой-либо особый процесс, а совмещение обоих основных процессов развития ареала — расселения и локализованного вымирания вида на противоположных окраинах ареала. Представление о переселении как причине общего смещения ареала, могущее (фактически также в ограниченной мере!) прилагаться к активно передвигающимся представителям животного мира, к растительным объектам совершенно неприложимо.

гда-то непрерывных ареалов вследствие местного вымирания соответствующих видов.[1] Поэтому прерывистые ареалы представляются нам отражением вековых изменений условий существования растений, чем и определяется значение, придаваемое их изучению как средству познания истории флор и растительности земного шара. Причины сосокращения ареалов, в частности возникновения прерывистого распространения, могут быть различными.

Во многих случаях мы связываем сокращение ареалов с изменением климата. Так, ареалы многих растений, связанных своим существованием с широколиственными лесами, на севере Евразии имеют более или менее широкий «разрыв» (или ряд меньших разрывов) в Сибири.[2] Возникновение этих разрывов легко объясняется деградацией в течение позднего неогена евразиатских широколиственных лесов, некогда очень широко распространенных. Но климатически обусловленное сокращение ареалов испытали и многие растения, исторически связанные с развитием темнохвойной тайги. Большинство типично таежных растений (Толмачев, 1954) обладает в Евразии сплошным распространением на всем протяжении между берегами Атлантического и Тихого океанов (например, *Linnaea borealis* L.), но сокращение распространения против вероятного в эпоху более широкого развития темнохвойных лесов выражено главным образом в сдвинутости к югу северного предела их распространения в восточной части их ареала *Dryopteris Linneana* C. Chr., *Moneses uniflora* (L.) A. Gr., *Goodyera repens* (L.) R. Br.

Часто наблюдается также «отрыв» от основного ареала камчатских местонахождений, обычно приуроченных к средней части полуострова (*Moneses*, *Goodyera*). Ряд видов в восточносибирской части их ареалов встречается относительно редко. Наконец у таких видов, как *Oxalis acetosella* L. или *Dryopteris phegopteris* (L.) C. Chr., целостность основного ареала нарушена разрывом между Байкалом и восточной половиной бассейна Амура. Очевидно, континентализация климата восточной Сибири, вызвав на обширных пространствах деградацию темнохвойных лесов и замещение их светлохвойной, лиственичной тайгой, привела сперва к сужению ареалов большинства генетически связанных с первыми растений, а затем к вымиранию их на значительном пространстве, где условия существования сложились для них наиболее неблагоприятно. Характер подобных разрывов позволяет представить себе, примерно, и те условия, при которых соответствующие виды могли обладать в Сибири непрерывным распространением.

Известны случаи, когда прерывистое распространение растений указывает на недавние изменения в очертаниях суши или водных бассейнов.

---

[1] При всех рассуждениях о прерывистом распространении, разумеется, необходимо помнить, что некоторая степень прерывистости распространения, зависящая от приуроченности определенных видов к определенным типам местообитаний, свойственна в большей или меньшей степени всем видам растений. Разрывами (дизъюнкциями) ареала мы называем лишь такие перерывы, когда на определенном, промежуточном между заселенными данным видом, пространстве он отсутствует, вопреки наличию пригодных для него местообитаний, или если обособленность отдельных частей ареала настолько велика, что мы не можем себе представить существования каких-либо связей между населяющими их географически обособленными популяциями вида.

[2] Заметим, что в большинстве случаев, когда мы имеем дело с растениями так называемого неморального комплекса, по обе стороны «разрыва» их ареалов — в Европе и на Дальнем Востоке — произрастают уже различные, хотя и близко родственные виды. В этом находит свое отражение значительная давность разобщения отдельных частей когда-то целостных ареалов.

Так, у ряда североамериканских прибрежных галофитов наблюдается «разрыв» ареала между низовьями р. Св. Лаврентия и атлантическим побережьем, с одной стороны, и южной частью Гудзонова залива, с другой. По мнению Поттера (Potter, 1932), это указывает на вероятность существования в прошлом непосредственной связи между Гудзоновым заливом и районом низовий р. Св. Лаврентия. Впрочем, если учесть значительные колебания климата в течение голоцена, то, быть может, рассмотренные им виды могли иметь сплошное распространение вдоль побережий Лабрадора в недавнем геологическом прошлом. Образование «разрывов» ареалов прибрежных галофитов именно под влиянием климатических изменений в сибирской Арктике кажется наиболее вероятным (Толмачев, 1934). Вместе с тем на европейском севере СССР совершенно ясно намечается прямая связь между флорами побережий Белого моря и Балтийского моря, осуществлявшаяся при наличии водного соединения между ними, следы чего сохранились в форме реликтовых местонахождений отдельных видов у берегов Ладожского и Онежского озер (Цинзерлинг, 1932).

Общеизвестны установленные Фернальдом (Fernald, 1925) связи между прерывистым распространением ряда растений на севере Америки и развитием покровных оледенений, физически истребивших популяции соответствующих видов на пространствах, подвергавшихся покрытию льдами. Закономерности, подобные установленным Фернальдом для севера Америки, были выявлены и в распространении растений на севере Евразии, в частности в арктической и субарктической Сибири (Толмачев, 1932; Hultén, 1937; Герасимов и Марков, 1939) и в Фенноскандии (Böcher, 1951; Rønning, 1956). Правда, критические исследования ряда скандинавских и канадских ботаников (Böcher, 1951; Rousseau, 1953; в обеих названных работах перечислены все основные, ранее опубликованные) выявили очевидную переоценку Фернальдом и его последователями значения переживания доледниковых и межледниковых реликтов у окраин ледниковых щитов или на нунатаках как причины, обусловливающей современный характер ряда дизъюнктивных ареалов. Но, давая новые объяснения природе имеющихся дизъюнкций и относя возникновение значительной их части к более позднему времени, эти исследования не снимают основного вывода о некогда большей целостности рассматриваемых ареалов и о связи их расчленения с четвертичными оледенениями и сопутствовавшими им колебаниями климатических условий и преобразованиями растительного покрова.

Разрывы ареалов растений, приуроченных к редко повторяющимся местообитаниям, могут возникать и как следствие случайно неблагоприятно сложившихся условий для данного вида на ограниченном участке земной поверхности. Прямое истребление может привести к исчезновению вида на определенном пространстве, если он представлен небольшим количеством особей. Наконец, причиной расчленения некогда целостного ареала может быть развитие самого вида, приводящее в конечном счете к замещению его другим — производным от первого — видом на некоторой, не периферийной части его ареала. Так, широко распространенный в умеренном поясе северного полушария вид ивы *Salix viminalis* L. представлен в различных частях северной Евразии тремя географическими расами: западноевропейской *S. viminalis* s. str. (=*S. veriviminalis* Nas.), восточноевропейско-сибирской *S. Gmelini* Lepech. (=*S. rossica* Nas.) и дальневосточной *S. yezoensis* Kim. Последняя настолько близка к европейскому типу *S. viminalis*, что систематики едва ли противопоставили бы их друг

другу в качестве отдельных видов, не будь между ними значительного географического разрыва, занятого ареалом *S. Gmelini*, отличающейся от обеих географически крайних рас значительно больше, чем они друг от друга. Нужно думать, что мы имеем в данном случае пример географической дифференциации исходного целостного типа (близкого к современным *S. viminalis* s. str. и к *S. yezoensis*), причем в срединной, глубоко континентальной части ареала отклонения от исходной формы были значительнее, чем по окраинам его. Это и привело к становлению *S. Gmelini* — наиболее «вторичной» по своим признакам среди форм цикла «viminalis». Мало измененные популяции родоначального вида оказались с развитием этого производного типа «раздвинутыми», сохранившись по окраинам ареала, где последующее их развитие протекало уже вполне обособленно.

Более далеко зашедшим в своем развитии циклом форм является серия видов *Anemone*, тяготеющих к *A. nemorosa* L. На Дальнем Востоке этот европейский вид замещается очень близкой *A. amurensis* (Korsh.) Kom. Камчатская форма ветреницы настолько похожа на европейскую, что В. Л. Комаров (1929) считал ее разновидностью *A. nemorosa* s. str., противопоставляя *A. amurensis*. Но между ареалами дальневосточных и европейской ветрениц существует значительный «разрыв», занятый довольно близкой к ним, но четко обособленной *A. altaica* Fisch., произрастающей в Сибири и на северо-востоке европейской части СССР. И в данном случае естественно допустить, что некогда существовал сплошной, «транспалеарктический» ареал *A. nemorosa*, а затем произошло расчленение его под давлением новообразовавшегося вида — *A. altaica*.

Примером сходных соотношений является и распространение грушанок рода *Ramischia*. Почти циркумполярная *R. secunda* (L.) Garcke широко распространена в лесах европейского севера, в западной Сибири, в бассейне Енисея и в Прибайкалье, включая верховья Лены и Витима, а также в бассейне Шилки. После некоторого перерыва мы вновь встречаем ее в нижнем Приамурье, Приморском крае, на Сахалине и в Японии, обособленно — в центральной части п-ова Камчатки. На крайнем севере Сибири — от низовьев Енисея до Анадыря, по всей Якутии, в северной и средней частях бассейна Амура — ее замещает близкая *R. obtusata* Freyn. В Прибайкалье, по Енисею к югу от 65° с. ш. и в юго-восточной части бассейна Оби ареалы обоих видов перекрываются. На северо-востоке европейской части СССР изолированные местонахождения *R. obtusata* как бы вкраплены в ареал *R. secunda*. По-видимому, *R. secunda* является исходной формой данной группы, а *R. obtusata* ее производной. С развитием последнего вида целостность ареала *R. secunda* нарушилась, но, так как обособление дочернего вида зашло достаточно далеко, он смог частично заселить и территорию, занятую родоначальным видом, не вытесняя его.

Во всех рассмотренных случаях расчлененность ареалов представляется вторичной без всяких оговорок и положение о первоначальной целостности ныне прерывистых ареалов не вызывает сомнений. Значительно сложнее обстоит дело, когда мы обращаемся к случаям так называемого биполярного распространения, к связям между элементами высокогорных флор Северной и Южной Америки, между крайним югом Южной Америки и Новой Зеландией, между отдаленными друг от друга островами Тихого океана и т. п. Здесь часто бывает очень трудно представить себе, как тот или иной вид мог постепенно расселяться по суше, оставаясь к тому же связанным с определенными условиями произрастания. И воз-

никновение гипотез, допускающих расселение растений как бы скачками, сразу на значительные расстояния, и заселение ими этим путем участков суши, искони обособленных от первичного ареала той или иной формы, кажется естественным.

В прошлом столетии, когда ареалы растений изучались без присущей современным работам детализации и зависимость прерывистого распространения от различных по своей природе нарушений целостности некогда сплошных ареалов не могла быть выяснена, гипотезы дальнего переноса семян и спор часто привлекались для объяснения истории распространения растений. Так, Энглер (Engler, 1879—1882) допускал, что определенные высокогорные растения северного происхождения, распространенные в Северной Америке на юг до Мексики, а затем появляющиеся вновь в Андах Южной Америки, могли быть занесены туда непосредственно из Мексики, поскольку в промежуточной между заселенными ими пространствами Центральной Америке их нет, а имеющиеся в ней горы относительно невысоки и не образуют сомкнутых поднятий, вдоль которых могло бы совершаться постепенное расселение растений рассматривавшегося типа. Слабой стороной гипотезы Энглера являлась ее неспособность объяснить, почему возможность заноса зачатков растений из Мексики в Южную Америку в течение некоторого, более или менее отдаленного времени эффективно реализовалась, а затем исчезла, поскольку признаков более рецентных миграций того же типа не усматривается.[1] Такие соотношения всегда наводят на мысль о связях подобных миграций с какими-то иными, чем современные, палеогеографическими условиями. Значительно позже выявилась возможность (обоснованная геологическими данными!) представить себе мексикано-андийские флористические связи по-иному: в эпоху, когда Антильская горная дуга была выше и не была так расчленена, как теперь, расселение высокогорных растений из Мексики в Южную Америку могло происходить вдоль нее, с проникновением прежде всего в Венесуэльские Анды. Естественно, что проходившие таким «кружным» путем миграции не оставили никакого следа в Центральной Америке. Но это были типичные миграции п о с у ш е, с продвижением «шаг за шагом» сперва в восточном, затем в южном, наконец, по достижении современной Южной Америки, в западном и юго-западном направлении. Опускание и раздробление Антильской дуги р а з р у ш и л и старый путь миграций, чем и вызвано отсутствие рецентных связей между горными флорами Мексики и Южной Америки.

Гипотезы дальнего переноса зачатков морскими течениями, ветрами, птицами особенно широко применялись для объяснения распространения растений по островам Тихого океана. В отношении возможности переноса семян морскими течениями теоретические соображения, начиная со времен Дарвина, подкреплялись экспериментальными данными, подтверждавшими в о з м о ж н о с т ь более или менее длительного пребывания семян и плодов некоторых растений в морской воде без утраты жизнеспособности.

Не отвергая соответствующие гипотезы в принципе, заметим, что они освещали, как правило, лишь одну сторону вопроса — возможность

[1] На относительную древность мексикано-южноамериканских флористических связей указывают значительная обособленность многих андийских ореофитов от их североамериканских сородичей и далеко зашедший процесс дифференциации форм у различных родов северного происхождения в южноамериканской части их ареала. Все это говорит о том, что первоначальное появление представителей соответствующих родов в горах Южной Америки относится к достаточно далекому прошлому.

самого п е р е н о с а зачатков в течение более или менее продолжительного времени (тем самым на более или менее дальнее расстояние), не затрагивая не менее важного вопроса о вероятности натурализации растений в местах, куда они физически могли быть занесены рассматривавшимися агентами. Между тем стойкость семени или плода по отношению к морской воде имеет значение лишь в случае, если соответствующее растение может произрастать в непосредственной близости к линии прибоя, т. е. там, куда оно фактически может быть занесено. И если гипотеза отлично объясняет широкое распространение по океаническим островам различных прибрежных галофитов и псаммофитов, то на растения, произрастающие только в некотором отдалении от берега, распространять то же объяснение едва ли правильно.

Перенос семян морскими птицами (на оперении, на ногах, в кишечнике) может объяснять распространение их по береговым скалам и различным другим местообитаниям, но, безусловно, не по горным вершинам отдаленных друг от друга островов, как и вообще по местам, н е п о с е щ а е м ы м соответствующими видами птиц.

Распространение семян и спор при посредстве ветра предполагает, во-первых, наличие ветров достаточной силы, устойчиво дующих в определенном направлении, и, во-вторых, такого расположения благоприятных для произрастания конкретных видов участков, при котором некоторая доля переносимых ветром зачатков могла бы быть сгружена именно на них. Во многих конкретных случаях, для которых объяснение распространения растений за счет переноса семян (спор) ветром с первого взгляда казалось удачным, в действительности мы должны допустить такое сложное сочетание «счастливых случайностей», для того чтобы теоретически мыслимая возможность заноса практически реализовалась, что вероятность ее реализации приходится признать в лучшем случае предельно малой.[1] В связи с этим вполне понятны возражения, выдвинутые рядом исследователей против гипотезы Гиббс (Gibbs, 1920) о меланезийском (папуанском) происхождении так называемых а н т а р к т и ч е с к и х элементов внетропических флор южного полушария. По мнению Гиббс, представление об относительно южном (антарктическом или субантарктическом) происхождении этих элементов должно быть полностью отвергнуто, а их современное распространение объяснено следующим путем: возникнув первоначально в г о р а х Новой Гвинеи (или в близких к ней частях суши), эти растения распространялись благодаря переносу их семян дующими н а з н а ч и т е л ь н о й в ы с о т е, устойчивыми и сильными, северо-западными ветрами на юго-восток. Семена же растений, натурализовавшихся на юге, подхватывались з а п а д н ы м и ветрами, нераздельно господствующими под определенными широтами в южном полушарии. Этим объясняется проникновение определенных растений со стороны Австралии и Новой Зеландии на крайний юг Южной Америки. В новейшее время взгляд о большой роли т р а н с о к е а н с к и х (позднетретичных и четвертичных) миграций в формировании

[1] Довольно многие растения, прерывистое распространение которых в Океании подлежит объяснению, являются растениями р е д к и м и. Но трудно себе представить, что зачатки этих м а л о ч и с л е н н ы х форм, продуцируемые в ограниченной массе, с л у ч а й н о переносятся с одного м а л о г о по площади участка именно в таком направлении, где за многие сотни и даже тысячи километров расположен другой н и ч т о ж н ы й участок суши, пригодный для их развития, и что ветер «сгружает» несомые им семена (споры) именно на этот ничтожный участок, не «растеряв» их на просторах океана или над различными островами, мало пригодными для соответствующих видов по условиям имеющихся на них местообитаний.

флоры Новой Зеландии после полного ее обособления от других частей суши развивает Оливер (Oliver, 1953).

Наиболее веские возражения против гипотезы Гиббс были выдвинуты в работах ряда скандинавских биогеографов (Skottsberg, 1936, 1953; Du Rietz, 1940). Существенно, что новейшие наблюдения в высоких слоях атмосферы определенно говорят против предположений о возможности миграций растений за счет переноса их зачатков на значительных высотах. Но, главное, все гипотезы дальнего переноса совершенно неспособны объяснить такие факты, как приуроченность местонахождений определенных видов к участкам земной поверхности, специфическим по своей геологической истории. Между тем во многих случаях речь идет о локализации заведомо древних форм на древних участках суши, в то время как представленные гораздо большим количеством особей молодые виды почему-то не вовлекаются в соответствующие миграции, а участки молодого (в геологическом аспекте) субстрата не заселяются предполагаемыми «дальними мигрантами». Именно молодой субстрат с его первоначально несформированным растительным покровом всегда представляет бóльшие возможности для натурализации любых случайных иммигрантов, зачатки которых, разумеется, лишены избирательной способности в отношении того, где они могут быть «сгружены» постулируемыми агентами переноса. И если на крайнем севере, при наличии обширных сплошных массивов суши, целые группы видов концентрируются на обособленных друг от друга, подчас очень небольших участках, не подвергавшихся опустошающему воздействию оледенений, то кажется естественным и применительно к разорванным ареалам растений далекого юга предположить, что мы имеем дело с остатками некогда более целостных ареалов, а не со случайными, искони разобщенными «колониями» занесенных откуда-то издали (часто — неизвестно чем) поселенцев. И здесь во главу угла должен быть, по-видимому, поставлен вопрос о специфических условиях, обеспечивших длительное переживание (а не занос!) определенных видов на определенных, ныне далеко обособленных, участках земной поверхности,[1] а также о тех условиях прошедших эпох, которые могли быть предпосылкой более широкого распространения соответствующих растений, их более постепенного расселения и, по меньшей мере, относительной целостности их ареалов в эпоху прогрессивного их развития.

И характерно, что развитие исследований в области тектоники и палеогеографии Тихого океана и высокоширотных областей южного полушария постепенно расширяет возможности объяснения прерывистого распространения растений на далеком юге (включая и весьма выдвинутый к северу его «форпост» — Гавайские острова) на основе концепции, рассматривающей постепенное расселение по суше как основной, абсолютно преобладающий путь прогрессивного развития ареалов наземных растений.

В целом совокупность известных в настоящее время фактов заставляет признать, что прерывистое распространение видов (и высших, чем вид, таксономических категорий) представляет, как общее правило, результат вторичного изменения целост-

[1] При такой постановке вопроса геологическая специфика участков, к которым приурочено распространение определенных растений, приобретает решающее значение, переходя из категории необъяснимого в категорию объясняющего факты географического распространения растений.

ных ареалов, т. е. неповсеместного вымирания обладающих им видов.

Принимая некоторое общее положение, мы не должны, однако, допускать его абсолютизации. Не следует думать, в частности, что перенос зачатков отдельных видов на более или менее значительные расстояния такими агентами, как морские течения, ветер или птицы, является абсолютно невозможным во всех частных случаях. Без допущения этой возможности некоторые факты распространения растений станут действительно необъяснимыми. Но соответствующие допущения должны делаться не иначе как на основе тщательного рассмотрения каждого конкретного случая прерывистого распространения, должны развиваться в конкретной форме, применительно к специфике распространения, условий произрастания, средств расселения каждого освещаемого объекта. Принятие гипотезы дальнего переноса без тщательного обоснования ее приложимости к определенному частному случаю может оказаться по существу уходом от решения трудного биогеографического и палеогеографического вопроса, снимающим поиски более обоснованного объяснения фактов, а не решением его.

Не следует также представлять себе постепенность расселения как абсолютное отрицание возможности проникновения вида на относительно обособленные от первичного ареала вида участки земной поверхности. Заселение растениями молодых океанических островов, появление высокогорных видов на новообразовавшихся вулканических конусах, достаточно отдаленных от других высокогорий, являются достаточно убедительными доказательствами против такого крайнего истолкования принципа постепенности расселения.[1]

Для иллюстрации нашего понимания рассматриваемого вопроса приведем два конкретных примера.

Своеобразным очагом развития высокогорной флоры гольцового типа являются горы восточной части Сахалина (Толмачев, 1950). Наряду с многочисленными видами высокогорных растений, распространенных более или менее широко в горах Дальнего Востока, мы встречаем здесь небольшое количество узколокализованных эндемичных видов: *Campanula* (*Adenophora*) *Uyemurae* (Kudo) Miyabe et Tatew., некоторые *Oxytropis* и даже эндемичный род *Miyakea* (с единственным видом *M. integrifolia* Miyabe et Tatew.). Наряду с общим относительным богатством высокогорной флоры присутствие этих видов говорит об относительной давности ее формирования. Но интересно, что один из горных эндемов этого района — *Campanula Uyemurae* — найден и на отдельных вершинах принадлежащей к системе Западно-сахалинского хребта Поронайской горной цепи (Толмачев, 1952), отделенной от гор восточной части острова широкой Тымь-Поронайской депрессией.

Как попал этот вид, не встречающийся на других возвышенностях западного Сахалина, на Поронайскую цепь? По-видимому, с востока, с гольцов Восточно-сахалинского хребта. Но могло ли это специфически высокогорное растение постепенно преодолеть промежуточное между гольцами восточного Сахалина и Поронайской цепи пространство? Едва ли, ибо в пределах Тымь-Поронайской низменности нет таких место-

[1] Напомним, что непрерывность распространения растений, обладающих целостными ареалами, особенно у видов, связанных с пространственно ограниченными, иногда редко повторяющимися местообитаниями, вообще является лишь относительной непрерывностью.

обитаний, которые могли бы послужить «миграционными этапами» такого пути. Значительных смещений границ высотных растительных поясов на Сахалине в течение всего четвертичного периода, очевидно, не было, и разграничивающая горы низменность была все время, как и теперь, лесистой. Условия рельефа в данной части Сахалина изменялись и в четвертичное время. Но для нашего случая решающее значение имеет то, что Центральносахалинская (Тымь-Поронайская) депрессия во всяком случае образовалась р а н ь ш е, чем произошло поднятие Поронайской цепи до высоты, на которой ее вершины могли подвергнуться обезлесению и стать местом развития высокогорной флоры. При подобных соотношениях нам остается допустить, что семена *C. Uyemurae* попали на вершины Поронайской цепи путем заноса (птицами?, ветром?) непосредственно с вершин Восточно-сахалинского хребта, т. е. из древнейшей части ареала вида. Такова же, возможно, была и история сомнительно эндемичной *Calamagrostis Sugawarai* Ohwi.[1] Высказанное предположение косвенно подкрепляется тем, что специфическое сходство вообще очень бедной высокогорной флоры Поронайской цепи с флорой гор восточного Сахалина исчерпывается приведенными примерами. Большинство растений, характерных для вершин Восточно-сахалинского хребта, в отличие от гор западного Сахалина, на Поронайской цепи отсутствует. И, следовательно, с л у ч а й н ы й з а н о с на нее семян о д н о г о (или двух) восточно-сахалинского «альпийца» нельзя рассматривать как проявление закономерно развитого «влияния» флоры одной горной системы на развитие флоры другой.

Хотя при анализе истории флор Кавказа и Передней Азии мы вынуждены считаться с возможностью значительных смещений высотных рубежей между растительными поясами в течение четвертичного периода и, следовательно, существенных изменений обстановки, от которой зависят возможности миграций высокогорных растений, нам все же трудно себе представить, что отдельные высокоспециализированные высокогорные виды, имеющие ныне отчетливо дизъюнктивные ареалы, обладали в прошлом вполне непрерывным распространением. Примером «трудного» в этом отношении объекта может служить хотя бы *Draba araratica* Rupr., первоначально считавшаяся «араратским эндемом», а позже найденная в ряде пунктов Армении и в одном месте западной Грузии. Внимания заслуживает ее произрастание, в частности, на вершине Алагеза — горы, достаточно обособленной от других гор, несущих на своих вершинах флору альпийского типа. Еще более показательно произрастание на Алагезе широко известного аркто-альпийского вида — *Thalictrum alpinum* L. Ни на Малом Кавказе, ни в каком-либо из пунктов Армянского нагорья вид этот не найден, и его алагезское местонахождение совершенно изолировано от собственно кавказской части его ареала, приуроченной к высотам Большого Кавказа. Трудно представить себе, чтобы этот вид в прошлом заселял подходящие для него местообитания на обширном промежуточном пространстве, постепенно достиг бы Алагеза (как-то миновав все другие вершины на Армянском нагорье), а затем повсеместно исчез, не оставив ни единого реликтового местонахождения между Большим Кавказом и Алагезом. По-видимому, для объяснения распространения некоторых высокогорных растений Кавказа мы вынуждены будем допустить возможность относительно дальнего переноса их зачатков и заноса

---

[1] Последний вид, по-видимому, идентичен описанной с гольцов бассейна Амура *C. Korotkii* Litw.

на вершины, подобные Алагезу, с относительно далеко расположенных возвышенностей.

Но если высказанные соображения о развитии ареалов отдельных компонентов высокогорных флор Сахалина или Армянского нагорья верны, то вообще мы должны считаться с возможностью хотя бы и незначительных по протяжению, «первичных разрывов» ареалов, могущих создаваться в ходе расселения соответствующих видов (в том числе и при расселении в пределах целостной суши), не сводя все случаи прерывистого распространения к явлениям разрушения целостности ареала под влиянием местного вымирания. Мы указываем на это как на возможность. Но утверждать, что расселение определенного вида происходило именно так, а не иначе, в частности с некоторым нарушением постепенности, как бы перескакивая через отдельные участки земной поверхности, можно не иначе как на основе критического рассмотрения фактических данных, относящихся к каждому частному случаю прерывистого распространения.

Литература

Бобров Е. Г. 1946. Об особенностях флоры эрратической области. Сов. ботаника, 2.
Герасимов И. П. и К. К. Марков. 1939. Ледниковый период на территории СССР. Изд. АН СССР, М.
Гроссгейм А. А. 1950. Флора Кавказа, 4. Изд. 2-е. Изд. АН СССР, М.—Л.
Дарвин Ч. 1907 (1872). Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. Перевод с 6-го англ. издания (К. А. Тимирязева). М.
Комаров В. Л. 1929. Флора полуострова Камчатки, ч. 2. Изд. АН СССР, Л.
Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Назаров М. И. 1936. Род Salix L. Флора СССР, 5. Изд. АН СССР, М.—Л.
Пояркова А. И. 1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода Acer. Тр. Ботан. инст. АН СССР, сер. I, 1.
Пояркова А. И. 1949. Aceraceae. Флора СССР, 14. Изд. АН СССР, М.—Л.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.
(Толмачев А. И.) A. Tolmatschew. 1930. Papaver nudicaule und einige verwandte asiatische Papaver-Formen. Svensk Botanisk Tidskrift, 24, 1.
Толмачев А. И. 1931. Об одной прибайкальской форме сибирского мака. Тр. Ботан. музея АН СССР, 23.
Толмачев А. И. 1932. Флора центральной части Восточного Таймыра, 1. Тр. Полярн. комиссии, 8.
(Толмачев А. И.) A. Tolmatschew. 1934. Über die Verbreitung einiger Strandhalophyten in der Arktis. Botaniska Notiser, Lund.
Толмачев А. И. 1950. О высокогорной флоре горы Лопатина (о. Сахалин). Ботан. журн., 35, 4.
Толмачев А. И. 1952. О высокогорной флоре Поронайской горной цепи (о. Сахалин). Ботан. журн., 37, 4.
Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Изд. АН СССР, М.—Л.
Цинзерлинг Ю. Д. 1932. География растительного покрова северо-запада Европейской части СССР. Тр. Геоморфол. инст., 4.

Böcher T. W. 1951. Distribution of plants in the circumpolar area in relation to ecological and historical factors. Journ. Ecol., 39, 2.
Briquet J. 1891. Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse. Engler's Bot. Jahrb., 13.
Briquet J. 1901. Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines.
Briquet J. 1906. Le developpement des flores dans les Alpes occidentales. Avec aperçu sur les Alpes en général. Rés. scient. Congrès Internat. botanique de Vienne, 1905, Jena.
Chodat R. 1923. L'endémisme alpin et les réimmigrations post-glaciaires. Verh. Naturf. Ges. Basel, 35, 1.

De Candolle A. 1855. Géographie botanique raisonnée. Paris et Génève.
Du Rietz G. E. 1940. Problems of bipolar plant distribution. Acta phytogeographica suecica, 13, Uppsala.
Engler A. 1879—1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Leipzig.
Ernst A. 1925. Zur Kenntnis des Artbastardes Primula variabilis (Pr. vulgaris×veris) und seiner Nachkommenschaft. Verh. Schweiz. naturf. Ges.
Ernst A. 1940. Entstehung, Erscheinungsform und Fortpflanzung des Artbastardes Primula (auricula L.×viscosa All.). Arch. Julius Klaus-Stiftung, 15, 1/2.
Ernst A. 1943. Kreuzungen zwischen dimorphen und monomorphen Primula-Arten und ihre Aufschlüsse zum Heterostylieproblem. Planta, 33, 4.
Fernald M. L. 1925. Persistence of plants in unglaciated areas of Boreal America. Mem. Gray Herb. Harvard Univ., 11.
Floderus B. 1931. Salicaceae fennoscandicae. Stockholm.
Gams H. 1933a. Das Alter des alpinen Endemismus. Ber. Schweiz. bot. Ges., 42, 2.
Gams H. 1933b. Der tertiäre Grundstock der Alpenflora. Jahrb. Ver. Schutze Alpenpflanzen, 5. Jahrg.
Gams H. 1938. Die nacheiszeitliche Geschichte der Alpenflora. Jahrb. Ver. Schutze Alpenpflanzen, 10. Jahrg.
Gibbs L. S. 1920. Notes on the phytogeography and flora of Mountain Summit Plateaux of Tasmania. Journ. Ecol., 8, 1—2.
Holm Th. 1922. Contributions to the morphology, synonymy and geographical distribution of arctic plants. Rep. Canad. Arct. Exped., 5, pt. B, Ottawa.
Hultén E. 1937. Outline of the history of arctic and boreal Biota during the Quarternary Period. Stockholm.
Jerosch M. Ch. 1903. Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora. Leipzig.
Kerner A. 1871. Können aus Bastarden Arten werden? Österr. Bot. Ztschr., 21.
Kerner A. 1898. Das Pflanzenleben, 2. Leipzig.
Nilsson Heribert N. 1931. Über das Entstehen eines ganz cinereaähnlichen Typus aus dem Bastarde Salix viminalis×caprea. Hereditas, 15.
Oliver W. R. B. 1953. Origin of the New Zealand flora. Proc. Sev. Pacific Sc. Congr. 5. Botany, Wellington.
Potter D. 1932. Botanical evidence of Post-Pleistocene marine connection between Hudson Bay and the St. Lawrence Basin. Rhodora, 34.
Rønning O. I. 1956. Draba crassifolia in Scandinavia. Acta Borealia, A (Scientia), 11. Tromsø.
Rousseau J. 1953. The value of botany as indicator of unglaciated areas. Proc. Sev. Pacific Sc. Congr. 5. Botany, Wellington.
Schwarz O. 1938. Phytochorologie als Wissenschaft am Beispiele der Vorderasiatischen Flora. Rep. spec. nov. regni veget., Beih., 100.
Skottsberg K. 1936. Antarctic plants in Polynesia. Essays in geobotany in hon. of W. A. Setchell. Univ. California Press.
Skottsberg K. 1953. Influence of the Antarctic Continent on the vegetation of Southern Lands. Proc. Sev. Pacific Sc. Congr. 5. Botany, Wellington.
Sugawara Sh. 1939. Illustrated flora of Saghalien, 2.
Turrill W. B. 1940. Principles of plant geography. Bull. Misc. Inform., R. Bot. Gardens Kew, 1939, London.
Turrill W. B. 1951. Some problems of plant range and distribution. Journ. Ecol., 39, 2.
Van Steenis C. G. G. J. 1934—1936. On the origin of the Malaysian Mountain flora. Bull. Jard. bot. Buitenzorg, sér. III, 13, 2—3; 14, 1.
Wagner M. 1868. Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig.
Wagner M. 1889. Die Entstehung der Arten durch räumliche Isolierung. Basel.
Wanner H. 1943. Zur Karyologie der Gattung Primula L. sect. Auricula Duby. Planta, 33, 4.
Willis J. Chr. 1922. Age and area; a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	5
В. И. Полянский. Понятие о виде в альгологии	7
П. Н. Головин. Понятие о виде в микологии	34
М. А. Литвинов. О критериях вида у Chytridiales	68
Б. П. Васильков. О виде у шляпочных грибов.	85
Л. И. Савич-Любицкая и З. Н. Смирнова. Понятие о виде в бриологии.	102
С. В. Юзепчук. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР»	130
И. Т. Васильченко. О сезонно-диморфных видах . . .	205
Ал. А. Федоров. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений . .	213
А. И. Толмачев. Ареал вида и его развитие	293

CONTENTS

	Pages
Preface	5
V. Poljansky. The Species Concept in Algology	7
P. Golovin. The Species Concept in Mycology	34
M. Litvinov. Criteria of Species in Chytridiales	68
B. Vassilkov. The Species Concept in Mushrooms	85
L. Savicz-Lubitskaja and Z. Smirnova. The Species Concept in Bryology	102
S. Juzepczuk. Komarov's Conception of Species, its Historical Development and Realization in the «Flora of the USSR» .	130
I. Vassilczenko. On Seasonal-dimorphic Species	205
Al. Fedorov. Teratogenesis and its Significance for the Formation of Forms and Species in Plants	213
A. Tolmatchev. Species Area and its Development	293

ПРОБЛЕМА ВИДА В БОТАНИКЕ · I

*

Утверждено к печати
Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР

*

Редактор издательства *В. М. Яковлева*
Художник *С. П. Тарасов*
Технический редактор *Р. А. Аронс*
Корректоры *М. А. Брайнина*, *Н. Г. Гилинская* и *Н. П. Яковлева*

Сдано в набор 2 IV 1958 г. Подписано к печати 4/IX 1958 г. РИСО АН СССР № 14-42В. Формат бумаги 70 × 108$^{1}/_{16}$. Бум. л. 10. Печ. л. 20=27,4 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 27,14. Изд. № 710. Тип. зак. № 676. М-02003. Тираж 2500.
Цена 20 р. 50 к.

Ленинградское отделение Издательства Академии наук СССР
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я типография Издательства АН СССР
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12